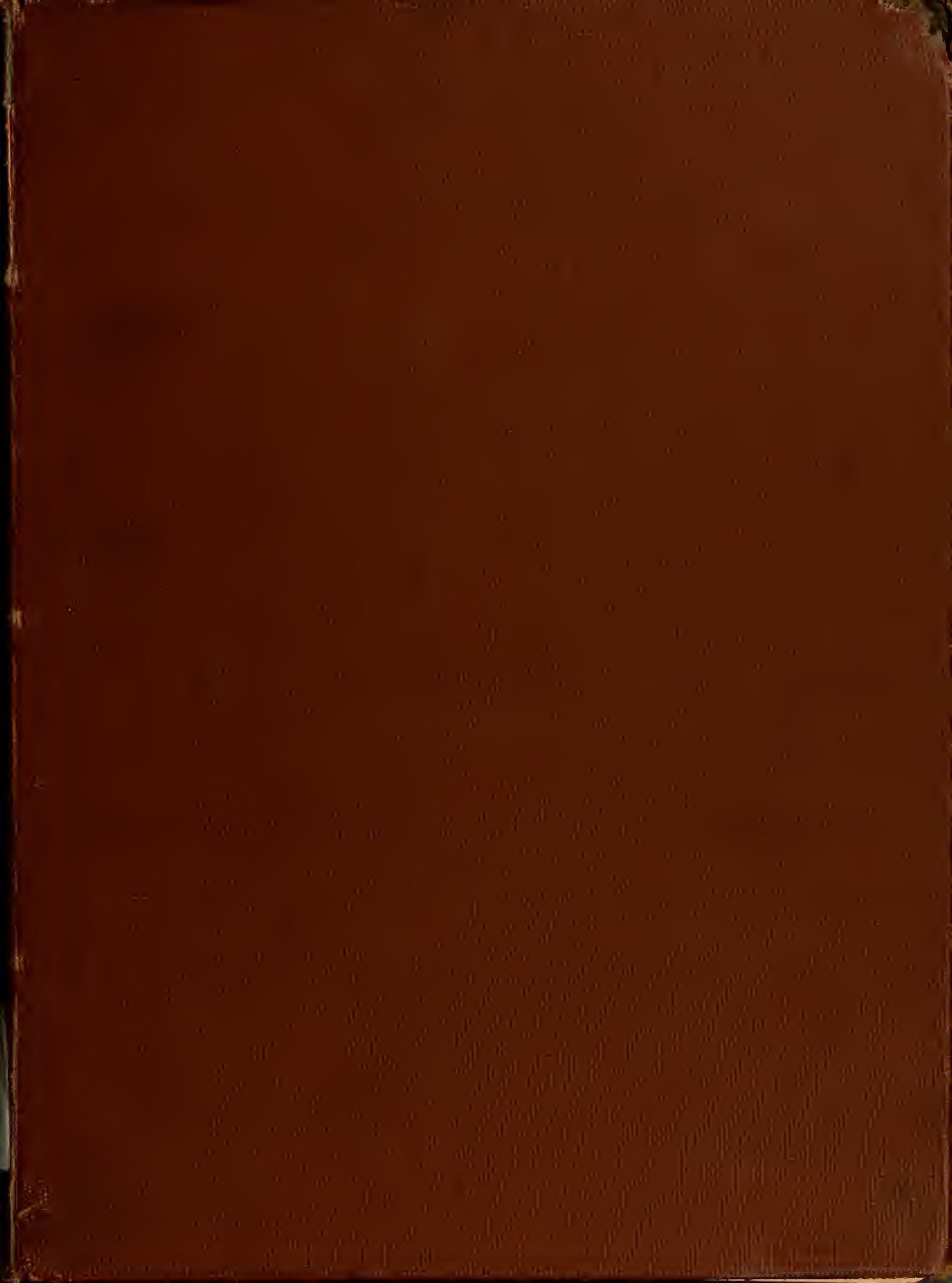
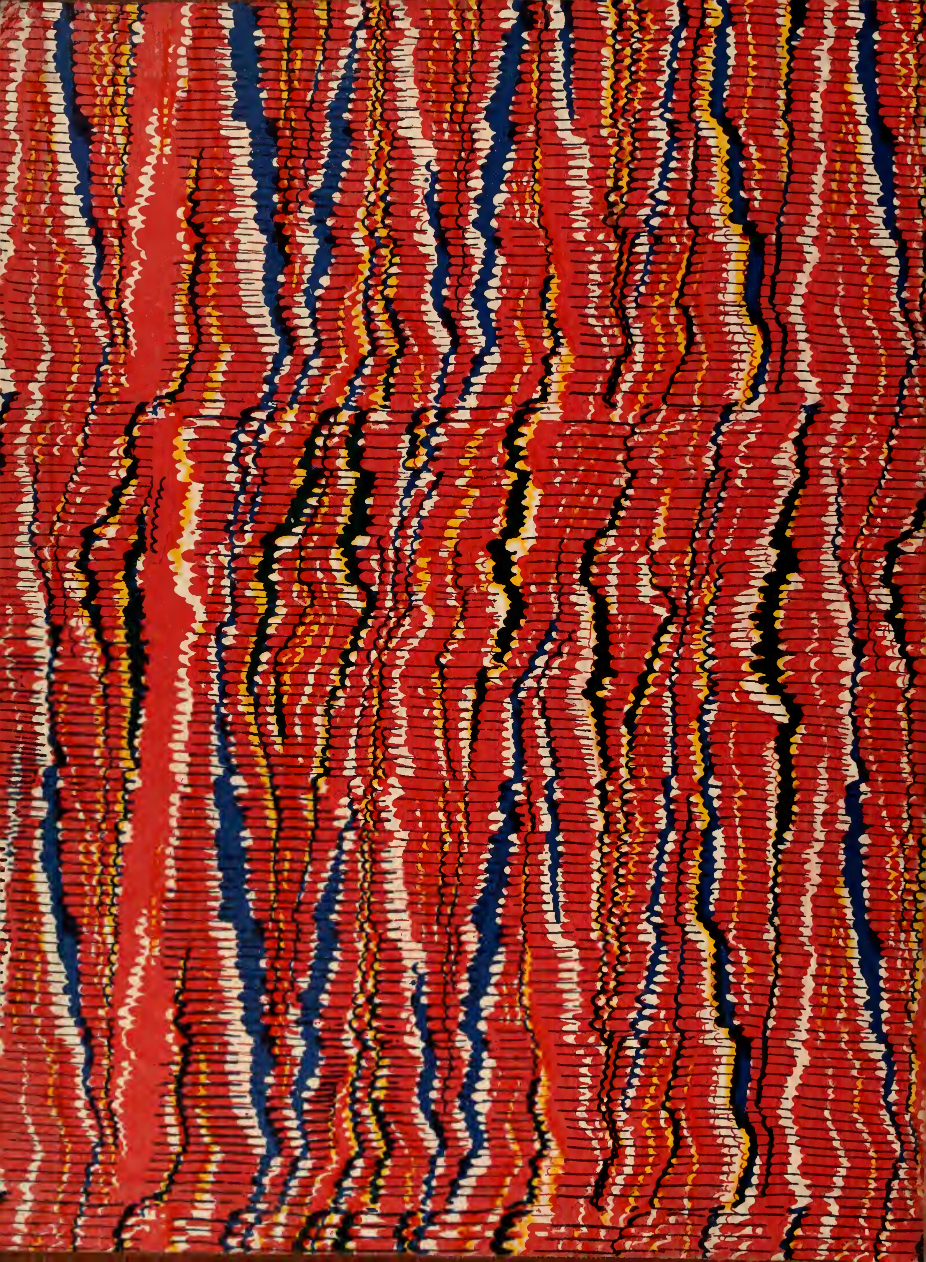
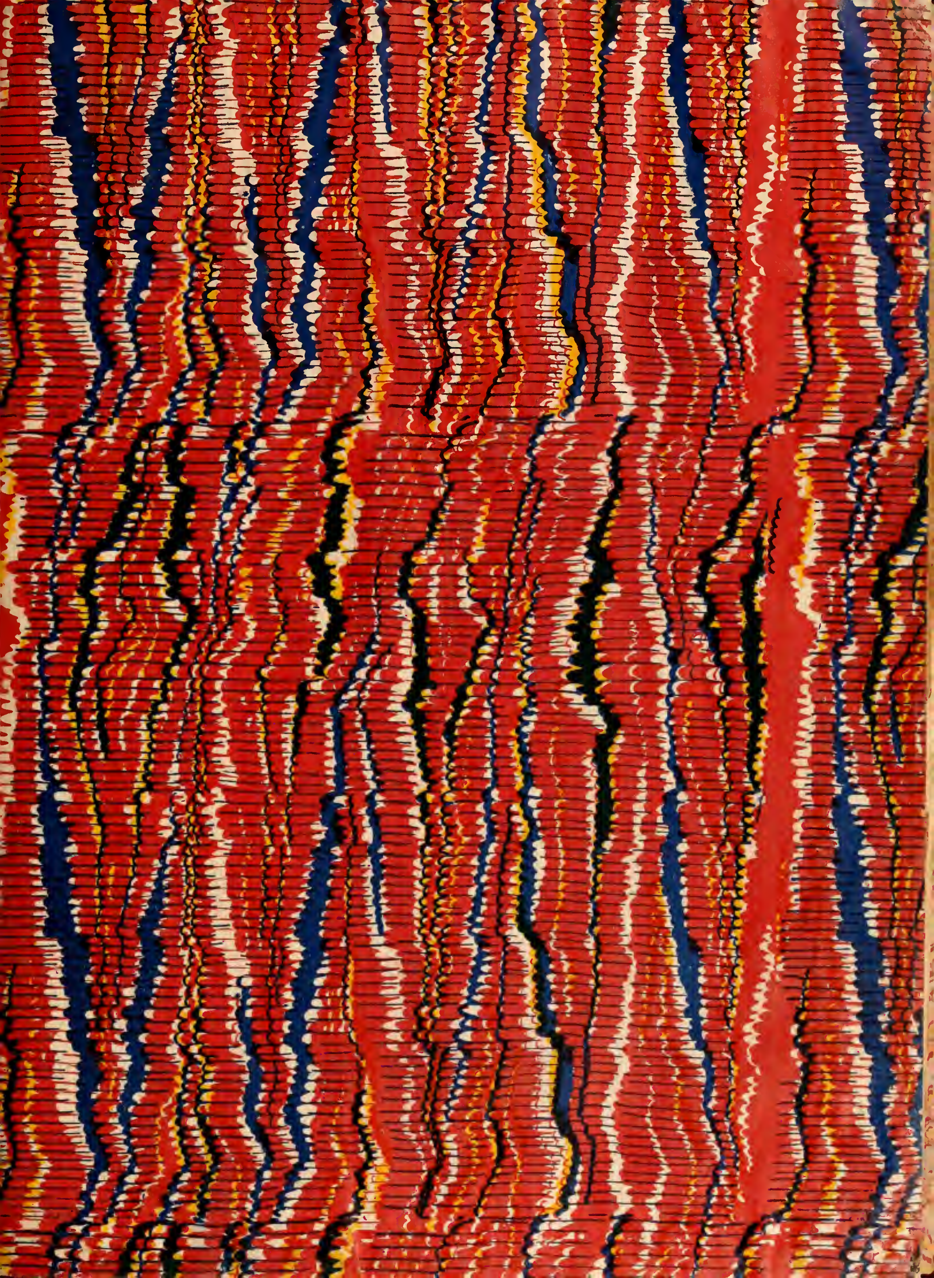












ACTA SOCIETATIS SCIENTIARUM FENNICÆ.
TOM. XXXVI. N:o 4.

ZUR MORPHOLOGIE UND ONTOGENIE DER ACARIDEN

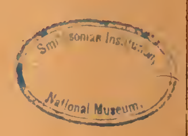
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG VON

PEDICULOPSIS GRAMINUM (E. Reut.).

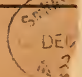
VON

ENZIO REUTER.

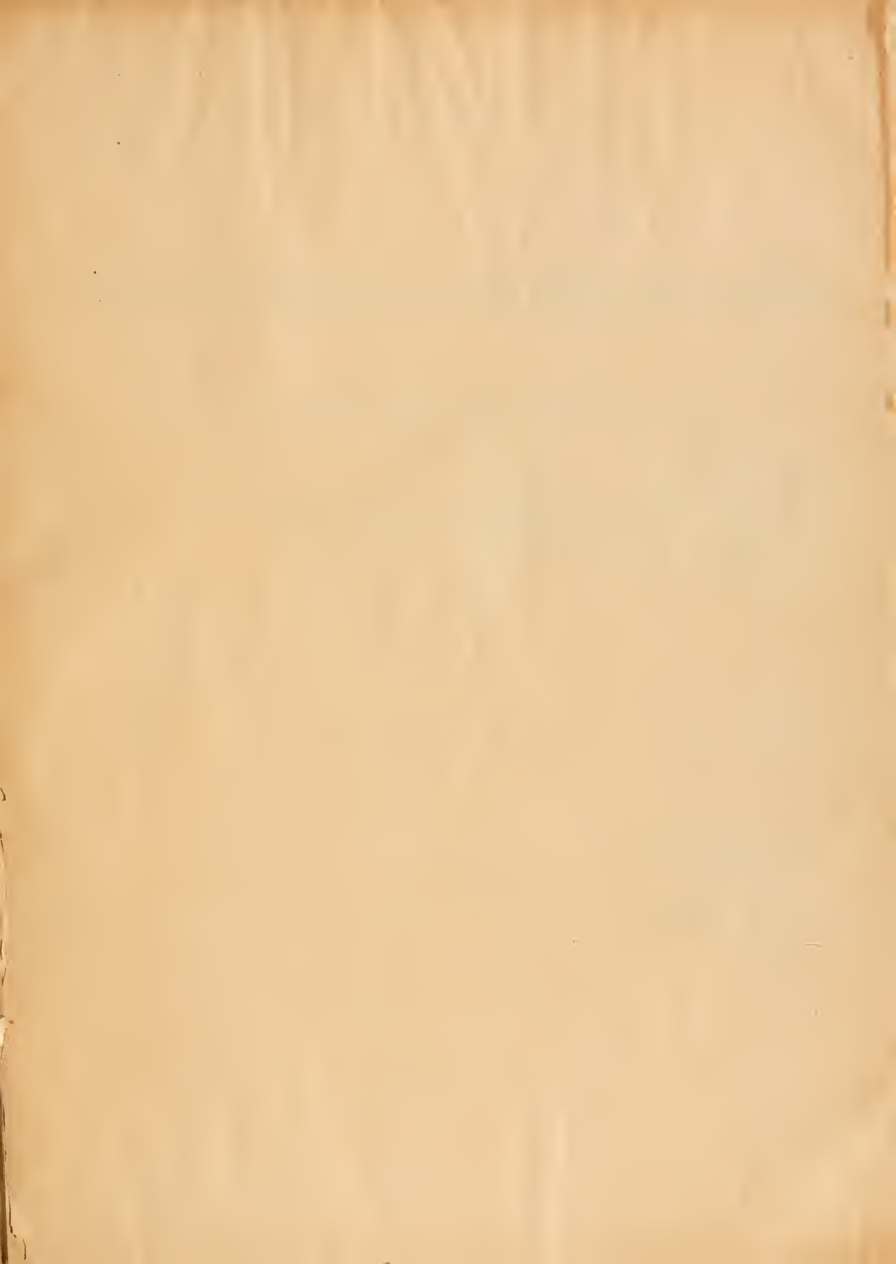
MIT 6 TAFELN UND 12 TEXTFIGUREN.

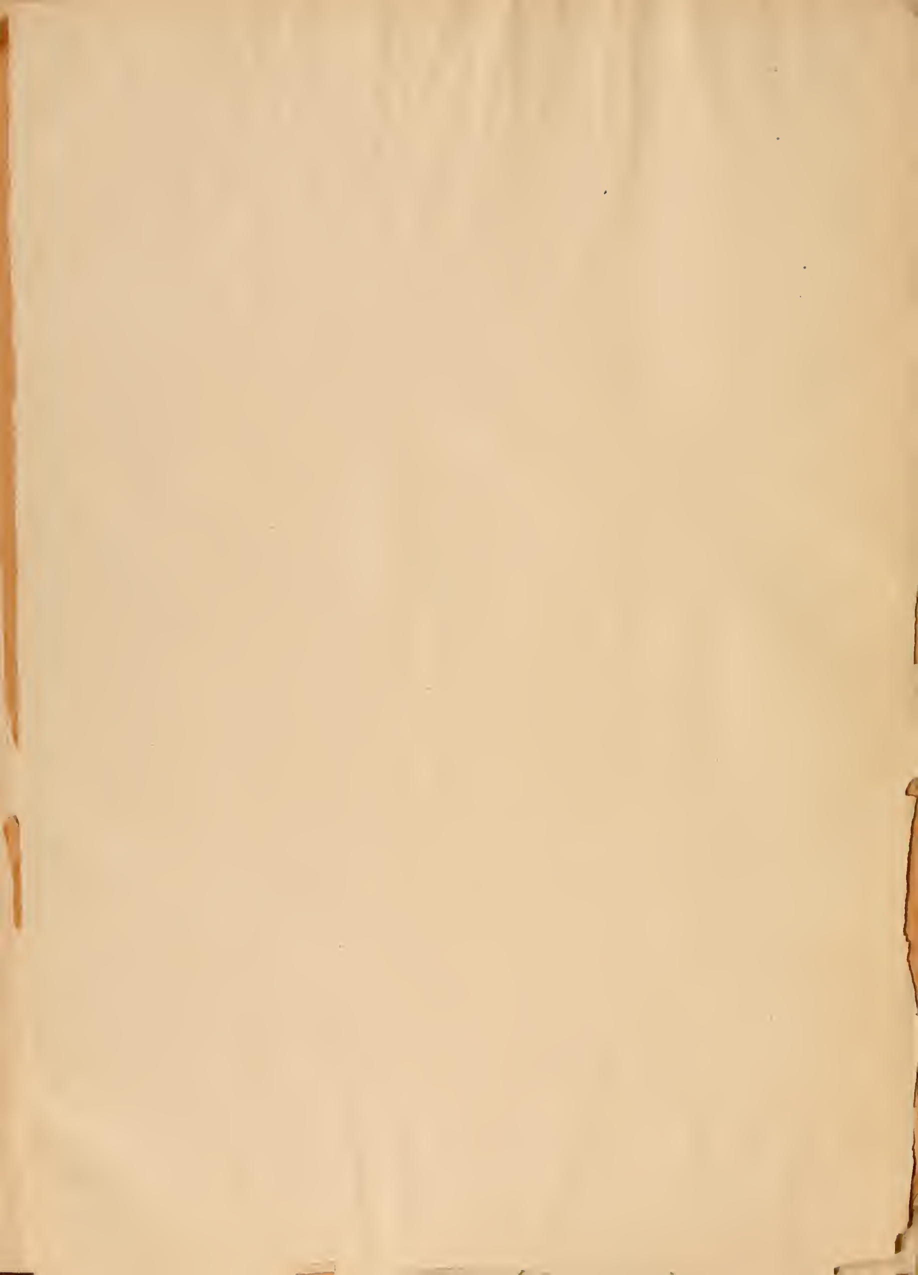


HELSINGFORS, 1909.
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT.









ACTA SOCIETATIS SCIENTIARUM FENNICÆ.
TOM. XXXVI. N:o 4.

ZUR MORPHOLOGIE UND ONTOGENIE DER ACARIDEN

MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG VON

PEDICULOPSIS GRAMINUM (E. Reut.).

VON

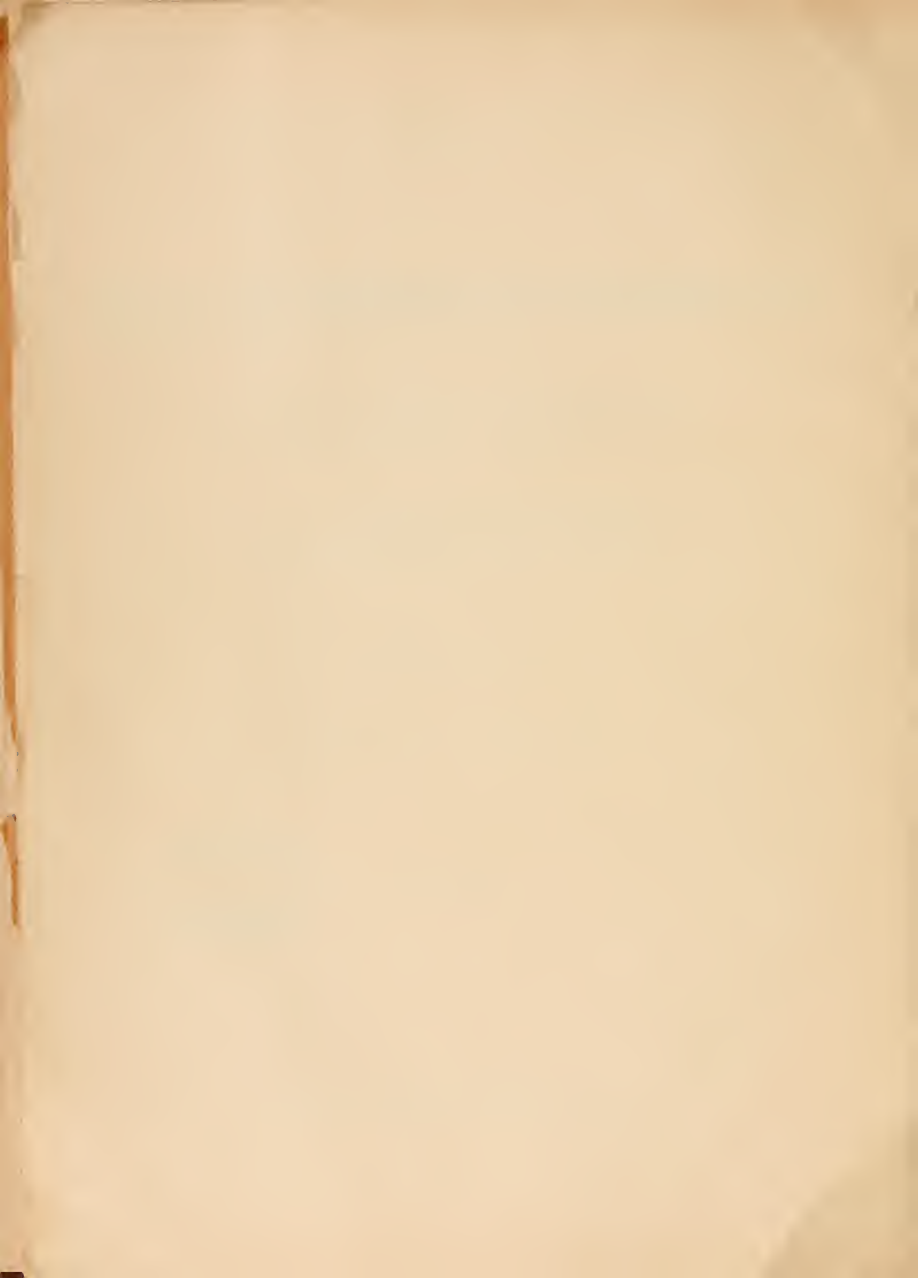
ENZIO REUTER.

MIT 6 TAFELN UND 12 TEXTFIGUREN.





HELSINGFORS, 1909.
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT.



Inhalt.

Vorrede.

In einer früheren Arbeit (1900 a) habe ich eine neue Milbenart, *Pediculoides graminum*[1], beschrieben, die sich als ein schlimmer Schädiger der Wiesengräser dokumentierte, indem sie an ihnen in recht grossem Umfang eine totale Weissährigkeit hervorbrachte, und auch sonst in ökologischer Hinsicht ein gewisses Interesse darbot. Nicht weniger bemerkenswert erwies sich ihre Entwicklungsgeschichte, die ich in der genannten Arbeit nur in ihren Hauptzügen zur Kenntnis brachte, weil es meine Absicht war, in einer besonderen Schrift dieses Thema eingehender zu besprechen. Erst mehrere Jahre später fand ich Gelegenheit, diese Studien wieder aufzunehmen. Hierbei wurde nicht nur die Entwicklungsgeschichte der Milbe näher studiert, sondern auch ihre Morphologie soweit möglich berücksichtigt und zudem wurden meine Erfahrungen betreffs der ökologischen Verhältnisse wesentlich erweitert.

Bei einer Darstellung der gewonnenen Data war natürlich eine eingehendere Kenntnisnahme der entsprechenden Litteratur auch hinsichtlich der übrigen Acariden vonnöten. Durch dieses Litteraturstudium gelangte ich immer mehr zur Einsicht, dass betreffs der Morphologie und Ontogenie der Acariden überhaupt noch viel Widerspruch und viele Unklarheit obwaltet, und zugleich fiel es mir auf, dass die Befunde an *Ped. graminum* in mancher Hinsicht geeignet zu sein schienen, die betreffenden Fragen zu beleuchten. Eine kritische Behandlung wenigstens einiger dieser Fragen erschien demnach als sehr wünschenswert. Zu diesem Zweck war es aber unumgänglich notwendig, die ganze Arbeit auf eine viel breitere Basis zu stellen, was wiederum ein noch tieferes und umfassenderes Eindringen in die diesbezügliche Litteratur bedingte. Obgleich das am Ende dieser Schrift befindliche Verzeichnis der zitierten Arbeiten keineswegs auf Vollständigkeit Anspruch machen kann, dürften jedoch wenigstens die wichtigsten Werke, die sich auf die hier eingehender behandelten Fragen beziehen, berücksichtigt worden sein. Wegen dieser Erweiterung der Aufgabe mussten auch vielfach schon gewonnene Befunde aufs neue kontrolliert, bezw. in einer oder anderer Hinsicht vervollständigt werden.

[1] Die Gründe, weshalb ich für diese Art eine neue Gattung, *Pediculopsis*, errichtet habe, werden weiter unten in dem morphologischen Abschnitt und zwar bei der Besprechung der Mundteile, dargelegt.

So kam es, dass diese Arbeit, die ursprünglich nur eine Besprechung der Ökologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte unserer Milbe beabsichtigte, immer mehr an Umfang zunahm, wobei einige allgemeinere Fragen mehr in den Vordergrund traten, weshalb ihre Erörterung jetzt den grösseren Teil vorliegender Arbeit ausfüllt. Bei der Abfassung des Textes erschien es zweckmässig, soweit möglich die Darstellung meiner Spezialuntersuchungen in der Regel der Behandlung der betreffenden allgemeinen Fragen vorausgehen zu lassen, welche letztere dann im Lichte der an *Ped. graminum* gewonnenen Befunde besprochen werden. Hierdurch wird zwar die Kontinuität in meiner Schilderung der Verhältnisse bei der genannten Milbe vielfach unterbrochen, andererseits aber der Vorteil gewonnen, dass die verschiedenen Themata jedes für sich im Zusammenhang behandelt werden konnten.

Auch muss ich mich von vorn herein gegen den etwaigen Vorwurf wehren, dass in dieser Arbeit die verschiedenen Partien sehr ungleichmässig sind, indem z. B. von den einzelnen Organsystemen einige sehr ausführlich, andere dagegen ganz oberflächlich und beiläufig erörtert werden, und demgemäss auch die damit in Zusammenhang stehenden allgemeineren Fragen eine recht ungleiche Behandlung erfahren, wodurch die ganze Arbeit gewissermassen einen etwas mosaikartigen Charakter aufweist. Ich bin mir dieser Ungleichmässigkeit in der Behandlung sehr gut bewusst, möchte aber nachdrücklich hervorheben, dass es keineswegs die Absicht gewesen ist. sämtliche Organsysteme, bezw. Fragen, in gleich ausgedehnter Weise zu behandeln. Vielmehr sollen im Gegenteil gerade nur diejenigen morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse eingehender besprochen werden, die in irgend welcher Hinsicht besonderes Interesse darbieten oder zur Beleuchtung einer gegebenen, speziell herausgegriffenen Frage beizutragen schienen. Hierzu kommt noch, dass unsere Milbe wegen ihrer fast mikroskopisch geringen Grösse für die Untersuchung gewisser Verhältnisse — wie vieler der feineren anatomischen, bezw. histologischen Einzelheiten und der inneren Vorgänge während der Häutungen etc. — überhaupt gar kein günstiges Objekt darstellt, weshalb ich auch aus diesem Grunde auf eine eingehendere Behandlung der entsprechenden Themata verzichten muss und die Tatsachen im allgemeinen mehr von rein morphologischem Gesichtspunkte aus erörtern werde.

Andererseits bieten jedoch bei dieser Milbe gerade gewisse histologische und cytologische Verhältnisse, z. T. sogar in allgemein biologischer Hinsicht, ein recht grosses Interesse. Um den vorwiegend morphologischen Charakter dieser Arbeit zu bewahren, werde ich jedoch die soeben genannten speziellen Fälle nicht hier näher besprechen, sondern gedenke dieselben gesondert in kleineren Aufsätzen zu behandeln [1].

Die vorliegende Arbeit zerfällt, wie der Titel angibt, in zwei Hauptabschnitte. In dem ersten dieser Abschnitte wird die Morphologie der genannten Milbe und im Zu-

[1] In einer neuerdings erschienenen Arbeit (1907 a) habe ich schon die Eibildung dieser Milbe besprochen. Hoffentlich werde ich Gelegenheit finden, auf diese Frage später noch zurückkommen und die bisher nur kurz skizzierten Verhältnisse eingehender zu erörtern.

sammenhang damit auch einige Fragen aus dem Gebiete der Morphologie der Acariden überhaupt behandelt. In dem zweiten Hauptabschnitt folgt eine Darstellung der Entwicklungsgeschichte unserer Milbe; im Anschluss daran wird die Ontogenie der Acariden und zwar namentlich ihre postembryonale Entwicklung kritisch behandelt und ein Versuch gemacht, diese Entwicklung einem einheitlichen Gesichtspunkte unterzuordnen. Dem ersten der beiden Hauptabschnitte wird ein Kapitel über die Ökologie von *Pediculopsis graminum* vorausgeschickt; die Kenntnis einiger dieser Verhältnisse bildet für das Verständnis gewisser später zu erörtender Fragen eine nötige Voraussetzung. Am Schlusse werden in einem kurzen Kapitel einige Bemerkungen über die Klassifikation und Phylogenie der Acariden mitgeteilt.

Die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse von *Ped. graminum* wurden, soweit möglich, stets sowohl an dem Tiere in toto als auch an Schnittserien untersucht. Im ersten Falle kamen in sehr grosser Ausdehnung lebende Individuen zur Anwendung. So wurden u. a. namentlich sämtliche äusseren embryonalen Vorgänge ausser an gefärbten stets auch an lebendem Material studiert und zudem die verschiedenen Phasen vielfach an demselben Individuum verfolgt, wodurch die zeitliche Reihenfolge genau festgestellt werden konnte. Diese Untersuchung wurde dadurch sehr erleichtert, dass die aus dem Muttertiere herauspräparierten Embryonen, in destilliertes Wasser gebracht, (binnen gewisser Grenzen) fortwährend ihre Entwicklung normalerweise durchmachten. Auf einem hohlgeschliffenen Objektglas in Wasser eingetaucht oder in dasselbe Medium zwischen Objekt- und Deckglas gebracht, wo sie — vorausgesetzt dass sie vor der Abdunstung des Wassers geschützt wurden — mehrere Tage hindurch am Leben blieben, waren die zunächst nur von der ganz zarten und durchsichtigen Eihaut [1] umschlossenen Embryonen stets zur mikroskopischen Untersuchung fertig. Ganz dasselbe gilt auch von den postembryonalen Stadien. Die Figuren sämtlicher Entwicklungsstadien, embryonaler und postembryonaler, insofern sie nicht Abbildungen von Schnitten darstellen, sind nach lebendem Material mit der Kamera gezeichnet worden. Die beweglichen postembryonalen Stadien wurden vor dem Zeichnen durch gelindes, vorsichtiges Erwärmen des Objektglases für kurze Zeit betäubt.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass die durch das Studium des Tieres in toto sich ergebenden Befunde stets durch Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen an den Schnittserienpräparaten kontrolliert worden sind, sowie dass diese letzteren in dem gleichen Masse wie jene der Beschreibung zu Grunde liegen.

Als Fixiermittel diente vorwiegend Carnoy's Gemisch, wenn auch alkoholische Pikrinschwefelsäure (Brucker 1900), alkoholische Sublimatlösung und das Gemisch von Henning (1900) zur Verwendung kamen. Die fixierten Tiere wurden in Paraffin (Schmelzpunkt 52° C) eingebettet und in 2—3 μ dicke Schnitte zerlegt. Als Färbemittel wurden angewendet: Toluidinblau + Erythrosin, Thiazinrot R + Toluidinblau,

[1] Betreffs der Entstehung weiterer Häute wird auf den ontogenetischen Abschnitt dieser Arbeit verwiesen.

Eisenalaunhämatoxylin (HEIDENHAIN) teils mit Vorfärbung durch Bordeaux R, teils mit Nachfärbung durch Eosin oder Säurefuchsin + Orange G, ferner DELAFIELD's Hämatoxylin, HANSEN's Hämateïn. Zu speziellen histologischen Zwecken sind noch andere Fixations- und Färbemittel angewandt worden, die jedoch erst bei der Behandlung der betreffenden Fragen in künftigen Aufsätzen Erwähnung finden werden.

I. Über die Ökologie von Pediculopsis graminum (E. Reut.).

In meiner vorher zitierten Arbeit (1900 a; vgl. auch 1900 b) habe ich nachgewiesen, dass in Finland die sog. Weissährigkeit der Wiesengräser von mehreren verschiedenen tierischen Schädigern hervorgerufen wird, von denen zwei früher unbeschriebene Milben, *Pediculoides graminum* E. Reut. und *Tarsonemus culmicolus* E. Reut., sowie ein Thysanopteron, *Aptinothrips rufa* (Gmel.), die hauptsächlichsten Verursacher der totalen Weissährigkeit darstellen. Von den genannten drei Arten erweis sich *P. graminum* als die bei weitem am meisten schädliche. Durch spätere Untersuchungen (vgl. E. Reuter 1901; 1902; 1903 a—d; 1905; 1907 a—b; 1908) wurde dies noch mehr bestätigt, und es ergab sich, dass diese Milbe nicht nur auf einer recht grossen Anzahl von Wiesengräsern, sondern auf ähnliche Weise auch auf unseren Getreidearten beschädigend auftritt. Bisher ist sie von mir auf den folgenden Wirtpflanzen angetroffen worden. Wiesengräser: *Agropyrum repens, Agrostis alba, Agr. vulgaris, Aira flexuosa, Alopecurus geniculatus, Al. pratensis, Anthoxanthum odoratum, Apera spica venti, Avena pratensis, Av. pubescens, Briza media, Calamagrostis arundinacea, Cal. epigejos, Cal. stricta, Dactylis glomerata, Deschampsia caespitosa, Festuca elatior, F. ovina, F. rubra, Milium effusum, Phleum pratense, Poa annua, P. compressa, P. pratensis, P. serotina, P. trivialis, Triodia decumbens.* Getreidearten: *Avena sativa, Hordeum vulgare, Secale cereale, Triticum sativum.*

Auch die geographische Verbreitung von *P. graminum* ist eine recht weite. In Finland habe ich diese Milbe in ganz verschiedenen Teilen des Landes sehr zahlreich gefunden, und es dürfte kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie hier jederorts auf den Wiesen allgemein auftritt. In Schweden ist sie von mir bei der staatlichen entomologischen Versuchsanstalt unfern Stockholm, in Dänemark sowohl an Wiesengräsern als auch an Getreidearten von Frau Sofie Rostrup (1904; 1906; 1907) beobachtet worden. Vor ein paar Jahren ist sie nach Korff (1905) in Deutschland (Bayern) an den genannten vier Getreidearten recht schädlich aufgetreten, und neuerdings hat sie Thomann (1908) in der Schweiz, in der Umgebung von Landquart, auf einigen Wiesengräsern, darunter auf zwei neuen Wirtpflanzen — *Arrhenatherum elatius* und *Lolium perenne* — angetroffen. Voraussichtlich werden künftige Untersuchungen ihr Vorkommen auch in anderen europäischen Ländern feststellen können. Ob die in Schlesien beobachtete *Pediculoides avenae* J. Müll. (1905) eine verschiedene Art darstellt, scheint

mir fraglich. Auch bleibt es vorläufig unentschieden, ob die von AMERLING (1861) in Böhmen auf Getreidearten gefundene und offenbar z. T. fehlerhaft gezeichnete Milbe mit *P. graminum* identisch ist oder nicht.

In Amerika hat WOLCOTT (1907) unter dem Namen *Pediculoides dianthophilus* eine Milbe beschrieben, die im Staate Nebraska (in Beatrice, Lincoln und Omaha) an Nelkenknospen und Blüten, welche die von einem Pilze verursachte, als „carnation bud-rot" bekannte Krankheitserscheinung (vgl. HEALD 1907) aufwiesen, angetroffen worden war. Abgesehen von der ganz verkehrten Auffassung des Männchens [1] und von einigen anderen Abweichungen, die ebenfalls auf irrtümliche Interpretation beruhen dürften, treffen WOLCOTT's Beschreibungen und Abbildungen recht gut auf *Ped. graminum* zu. *P. dianthophilus* wurde später, nach brieflicher Mitteilung von Prof. H. E. HODGKISS, Assistant Entomologist an der New York Agricultural Experiment Station (Geneva, N. Y.), unter ganz ähnlichen Verhältnissen in Nelkengewächshäusern in den Staaten New York und Illinois angetroffen; seiner Ansicht nach war jedoch diese amerikanische Art von *P. graminum* kaum verschieden Durch gegenseitigen Austausch von Präparaten konnten wir uns beide mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass WOLCOTT's *P. dianthophilus* tatsächlich mit *P. graminum* völlig identisch ist. Von besonderem Interesse ist ferner der Umstand, dass diese Milbe auch im Freien gefunden worden ist und zwar an Wiesengräsern *(Poa pratensis, Phleum pratense),* wo sie ganz wie in Europa totale Weissährigkeit verursachte (Vgl. auch STEWART & HODGKISS 1908). *P. graminum* hat demnach auch in den Vereinigten Staaten Nordamerikas eine nicht geringe Verbreitung.

In früheren Arbeiten (1900 a; 1907 a) habe ich die ökologischen Verhältnisse von *P. graminum* ziemlich eingehend erörtert. Indem ich auf die dort gegebenen Darstellungen hinweise, beschränke ich mich jetzt darauf, die wichtigsten Ergebnisse in aller Kürze zu referieren, wobei zugleich einige neue ergänzende Beobachtungen mitgeteilt werden.

Zu der Zeit, wo ihre Wirtpflanzen in Ähren zu schiessen beginnen, treten überwinterte weibliche Individuen dieser Milbe innerhalb der obersten, seltener der zweitobersten, ausnahmsweise der drittobersten Blattscheide auf, wo sie den weichen und saftigen Teil des Halmes etwas oberhalb des betreffenden Knotens mit ihren scharfen Cheliceren kreuz und quer zerfetzen, um dann die pflanzlichen Säfte auszusaugen. Die angegriffenen Halmpartieen werden bald missfarbig, bräunlich und verschrumpfen oft unregelmässig. Diese culmalen Angriffe bewirken stets ein vorzeitiges Verwelken des ganzen Oberhalmes samt der Ähre, bezw. Rispe, d. h. eine typische totale Weissährigkeit der beschädigten Wirtpflanze. Seltener wird durch spicale Angriffe eine partielle Weissährigkeit hervorgerufen.

Innerhalb der Blattscheide lebt nun die Milbe den ganzen Sommer hindurch, hier

[1] Von WOLCOTT werden beim Männchen die Vorder- und Hinterteile des Körpers mit einander verwechselt, demnach der kegelförmig ausgezogene, den Penis euthaltende caudale Teil als „Capitulum", der knopfförmig verkümmerte orale Teil als „genital area" beschrieben. Demgemäss sind auch alle Extremitätenpaare der Reihenfolge nach und sonstige Verhältnisse in ganz verkehrter Weise aufgefasst. — In diesem Zusammenhang mag beiläufig erwähnt werden, dass in dem sehr verdienstvollen Werk von REH (in SORAUER 1907, S. 103, Fig. 77) das Männchen dieser Milbe ebenfalls verkehrt abgebildet worden ist.

findet die Vermehrung durch vivipare Weibchen statt und hier überwintern, obwohl die Grashalme im Herbst gänzlich verwelken, die weiblichen Nymphen und jungen Prosopa, welche, offenbar um die Feuchtigkeit besser bewahren zu können, schon lange Zeit vorher, dicht aneinander gedrängt, zumeist den niedersten Raum gleich oberhalb des Knotens erfüllen. Es sind gerade diese überwinternten Individuen, welche im folgenden Frühling an den wachsenden Halmen beschädigend auftreten. Ein Überwintern von Larven und männlichen Individuen scheint niemals vorzukommen. Die Männchen, welche stets ein sehr geringes Prozent der ganzen Individuenzahl ausmachen, besitzen völlig rudimentäre Mundteile und können keine Nahrung aufnehmen. Demgemäss haben sie eine recht kurze Lebensdauer; in der Regel sterben sie bald nach der Kopulation. Nur wenn diese aus irgend welcher Ursache unterbleibt, können sie, wie ich dies durch direkte Beobachtungen festgestellt habe, eine etwas längere Zeit, im allgemeinen jedoch nur wenige Tage, fortleben.

Die weiblichen geschlechtsreifen Individuen oder Prosopa kommen ebenfalls in verhältnismässig sehr geringer Anzahl vor, während gleichzeitig weibliche Nymphen in überaus grosser Menge auftreten. Ich habe schon in meiner öfters zitierten Arbeit (1900 a) darauf aufmerksam gemacht, dass die Zahl der Männchen auffallenderweise mit derjenigen der weiblichen Prosopa beinahe übereinstimmt. Auf Grund dieser Tatsache, sowie mit Rücksicht darauf, dass die Männchen wegen ihrer kurzen Lebensdauer gezwungen sind, alsbald nach dem Erreichen des geschlechtsreifen Zustandes sich mit ihren weiblichen Genossen zu begatten, die sich zu dieser Zeit erst noch auf dem Nymphenstadium befinden, habe ich ferner die Supposition gemacht, dass die weiblichen Individuen schon im Nymphenstadium befruchtet werden, sowie dass (in der Regel) nur diese je von einem Männchen befruchteten Nymphen sich zu Prosopa entwickeln.

Diese Annahme wurde durch spätere Untersuchungen wenigstens zum Teil bestätigt. Ich habe nunmehr durch direkte Beobachtungen unter dem Mikroskop wiederholentlich konstatieren können, dass die Männchen sich tatsächlich mit weiblichen Nymphen und zwar in den von mir beobachteten Fällen ausschliesslich mit solchen begatten. In den meisten Fällen fand die Kopulation statt schon binnen wenigen Minuten nachdem die Milben, aus dem Hinterleib des Muttertieres ausgeschlüpft, eine freie, selbständige Lebensweise gewonnen hatten, und zwar geschah sie etwa auf dieselbe Weise, wie sie Brucker (1900, S. 362) für *Pediculoides ventricosus* (Newport) beschreibt. Niemals konnte ich beobachten, dass ein Männchen mit mehr als einer weiblichen Nymphe kopuliert hätte; dieser negative Befund schliesst jedoch nicht die Möglichkeit aus, dass dasselbe Männchen sich mitunter mit mehreren weiblichen Individuen begatten kann, wie

[1] Es ist ja übrigens eine bei den Milben recht häufige Erscheinung, dass die weiblichen Individuen schon im Nymphenstadium befruchtet werden. Man vgl. u. a die Angaben von Delafond & Bourguignon (1862), Mégnin (1872 a; 1872 b; 1873 c; 1874 b; 1879; 1892), Robin & Mégnin (1877), Haller (1882 a), Mégnin & Trouessart (1884), Berlese (1882/97; 1897), Michael (1884 b), Trouessart (1893; 1895 a; 1904 c), Oudemans (1908 b, S. 581). Nach Trouessart (1895 a; 1895 b; 1896 a–c) und Kramer (1896) begatten sich bei einigen Milben die Männchen sogar schon mit weiblichen Larven, in welchem Falle das normale Nymphenstadium mitunter im weiblichen Geschlecht ganz nnterdrückt werden kann.

dies BRUCKER für die soeben genannte Art angibt. Es gelang mir ferner, in einigen Fällen die Beobachtung zu machen, dass gerade solche befruchtete weibliche Nymphen sich zu Prosopa entwickelten; dagegen blieben sämtliche von mir zu diesem Zweck unter durchaus ähnlichen Verhältnissen unter Observation gehaltenen unbefruchteten weiblichen Nymphen dauernd auf diesem Stadium stehen und starben schliesslich, ohne das Prosoponstadium erreicht zu haben [1]. Durch diese Versuche konnte allerdings nicht nachgewiesen werden, dass a u c h unbefruchtete weibliche Nymphen nicht etwa imstande seien, sich zu Prosopa zu entwickeln, ebensowenig wie die Frage endgültig gelöst wurde, ob sämtliche befruchteten Nymphen das Prosoponstadium erreichen [2]. Jedenfalls scheint aber jene Vermutung einen ziemlich hohen Grad von Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben, und die bemerkenswerte geringe Frequenz der weiblichen Prosopa, welche, wie ich dies in meiner früheren Arbeit hervorgehoben habe, gelegentlich für die Erhaltung der Art sogar vorteilhaft sein kann, eine befriedigende Erklärung zu finden.

Wenn sich ein weibliches Prosopon zur Brutentwicklung vorbereitet, setzt es sich an einer geeigneten morschen, bezw. verfaulten Stelle des Halmes fest und saugt dauernd die pflanzlichen Säfte. Hierdurch schwillt der Körper hinter dem 2. Beinpaar bald ansehnlich an und erreicht unter günstigen Verhältnissen schliesslich eine gewaltige Grösse. Wenn der Darm einmal mit Nahrungsflüssigkeit stark erfüllt worden ist, scheint das Tier keine weitere Nahrung aufzunehmen. Es bleibt dann durchaus gleichgültig, ob das Tier fortwährend an dem Halme festsitzt oder nicht; wenn nur die nötige äussere Feuchtigkeit vorhanden ist, vollzieht sich die Eibildung und Embryonalentwicklung ganz regelmässig im Hinterkörper des bewegungslosen, nunmehr anscheinend passiven Muttertieres, welches wie ein kleines, blasen- bezw. wurstförmiges Säckchen aussieht, das je nach dem Alter der Nachkommenschaft eine wasserhelle, weissliche oder rötlichgelbe Farbe zeigt.

Aus dem oben Angeführten können wir schon a priori schliessen, einerseits dass die Entwicklung der Embryonen wesentlich von der Quantität der vom Muttertier aufgenommenen Nahrungsflüssigkeit abhängig ist, andererseits dass eben diese Quantität innerhalb gewisser Grenzen von dem Vorrat an pflanzlichen Säften abhängt, der dem Muttertier zur Verfügung stand. Dass dem tatsächlich so ist, wurde von mir sowohl durch zahlreiche im Freien angestellte eingehende Beobachtungen, als auch durch viele Zuchtversuche konstatiert. Diese Untersuchungen gaben ferner mehrere, z. T. recht interessante Aufschlüsse, von denen einige gleich unten, andere erst später, in anderem Zusammenhang, besprochen werden sollen

[1] Es mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden, dass nach MICHAEL (1881, S. 305) einige Nymphen von *Gamasus coleoptratorum*, die er c:a drei Monate unter Observation hielt, starben, ohne in das geschlechtsreife Stadium überzugeben, während andere Individuen dieses Stadium schon bald erreichten.

[2] Gewisse von mir angestellte Beobachtungen deuten darauf hin, dass einige weibliche Nymphen, die erst spät im Herbst das Nymphenstadium erreicht haben und dann von den Männchen befruchtet worden sind, nicht mehr in demselben Herbst, sondern erst im nächsten Frühjahr sich zu Prosopa entwickeln. Dies dürfte teils auf Nahrungsmangel, teils auf die im Spätherbst herrschende niedrige Temperatur zurückzuführen sein.

Wie schon früher erwähnt, treten im Frühjahr neben den zahlreichen überwinterten weiblichen Nymphen auch — allerdings verhältnismässig recht wenige — weibliche Prosopa auf den jungen Grashalmen schädigend auf. Es wäre mit Rücksicht hierauf zu erwarten, dass diese Prosopa sich alsbald von den Säften der frisch grünen Halmteile oberhalb des Knotens vollsaugen würden, um die Ausbildung und intrauterine Entwicklung der Eier möglichst zu beschleunigen. Dies scheint aber meistens nicht der Fall zu sein. Die aufgesogenen pflanzlichen Säfte scheinen vielmehr in der Regel nur zum Ernähren des Tieres selbst zu dienen und nicht für die Entwicklung der Nachkommenschaft in Anspruch genommen zu werden. Vielleicht beruht dieser Umstand darauf, dass die frischen Halme doch nicht genügend weich und saftig sind, um an einem gegebenen Punkt — die weiblichen Prosopa setzen sich ja schliesslich auf einem Platz dauernd fest — die für die Embryonalentwicklung nötige, verhältnismässig reichliche Zufuhr von pflanzlichen Säften zu gestatten. Jedenfalls wird inzwischen schon durch die zur Ernährung des Tieres gemachten Verletzungen des Halmes und das damit in Verbindung stehende Aussaugen der Säfte regelmässig ein totales Absterben und Verwelken des Oberhalmes samt der Ähre (bezw. Rispe) bewirkt. Solch' ein verwelkter Halm kann aber noch weniger jene für die Brutentwicklung nötigen Bedingungen darbieten. Wie kommt denn das Prosopon zum Erreichen dieser Bedingungen?

Das Schicksal des Prosopons ist nun wesentlich von dem weiteren Verhalten des verwelkten Halmes abhängig. Wenn dieser Halm fortwährend dürr verbleibt, was bei unseren kleineren Wiesengräsern zumeist der Fall ist, mangelt es dem Prosopon an der notwendigen Nahrungsflüssigkeit; demzufolge unterbleibt dann auch in der Regel jede Brutentwicklung. Die zwischen dem Knoten und dem verwelkten oberen Halmteil befindliche, noch unbeschädigte Partie des Halmes scheint dagegen noch ziemlich lange Zeit die für eine dürftige Ernährung des Tieres nötigen Säfte darzubieten. Im Gegensatz zu den kleineren Wiesengräsern mit ihren schmalen Halmen und ziemlich eng anschliessenden Blattscheiden, die schon aus diesem Grunde, weil sie nur ein sehr beschränktes Anschwellen des Milbenkörpers gestatten, für eine Brutentwicklung weniger geeignet sind, können bei den grösseren Grasarten bei eintreffendem Regen, vielleicht auch bei starkem Tau, kleine Wassertröpfchen verhältnismässig leicht dem Halme entlang in die Blattscheide hinabfliessen. Auch Pilzsporen finden recht häufig, wahrscheinlich öfters gerade mit dem eindringenden Wasser, den Eintritt in das Innere dieser Scheiden. Durch die so in dem geschlossenen Raum innerhalb der Blattscheide enstandene Feuchtigkeit, in Verbindung mit der zersetzenden Tätigkeit der inzwischen angesiedelten Schimmelpilze, wird der tote verwelkte Halm aufgeweicht und verfault, seine Gewebe gehen einer grösseren oder geringeren Strecke entlang in einen braunen, halbflüssigen Brei über. Diese verfaulten Halmpartieen bieten nun den Milben einen Überfluss an leicht zugänglichen Nahrungssäften. Gerade an solchen Halmen werden auch stets die zahlreichsten angeschwollenen Prosopa angetroffen, hier sind die günstigsten Bedingungen für die Embryonalentwicklung vorhanden und hier findet auch meistens die

bedeutendste Vermehrung der Milbe statt.[1] Dass die Prosopa für solche verfaulte Halmstücke eine auffallende Vorliebe haben, wurde durch zahlreiche Zuchtversuche bestätigt.

Die jetzt erwähnten Verhältnisse finden sich unter allen von mir untersuchten Grasarten in der Regel bei *Agropyrum repens* am stärksten ausgeprägt. Diese auch in anderen Hinsichten den Landwirten so lästige Grasart kann in der Tat als eine wahre Brutstätte dieser schädlichen Milbe betrachtet werden.

Nicht immer werden nun aber die Halme in dem jetzt beschriebenen Masse zersetzt. Oft, namentlich wenn nur Wassertröpfchen, aber keine Pilzsporen in die Blattscheide eingedrungen sind, werden die Halme nicht eigentlich zersetzt, sondern nur aufgeweicht und morsch. Dies ist nicht selten ebenfalls mit dem in der Blattscheide versteckt gebliebenen Teil der durch den culmalen Angriff in ihrer Entwicklung gehemmten Ähre (bezw. Rispe) der Fall. Schon dieser morsche Zustand der betreffenden Pflanzenteile gewährt indessen der Milbe die für die Entwicklung ihrer Brut nötigen Bedingungen.

Die morschen, bezw verfaulten Halme unserer grösseren Grasarten bieten natürlich in der Regel den Milben einen weit reichlicheren Vorrat von Nahrungsflüssigkeit als die Ähren, bezw. Rispen mit ihren zu dieser Zeit noch leeren Blüten und schmalen Ährchenzweigen. In voller Übereinstimmung hiermit erreichen auch die an den Halmen saugenden Weibchen durchschnittlich einen bedeutend grösseren Umfang und erzeugen je eine weit grössere Anzahl von Embryonen als die auf den Ähren sitzenden.

Der enge Raum zwischen dem Halm und der umschliessenden Blattscheide wird für den stark angeschwollenen Milbenkörper massgebend, welcher hier zumeist langgestreckt, oft wurstförmig erscheint. Das längste von mir angetroffene trächtige Weibchen mass 3,4 mm; dass hier die Verlängerung des Körpers eine höchst ansehnliche war, leuchtet sofort ein, wenn wir bedenken, dass die nicht graviden weiblichen Prosopa durchschnittlich nur etwa 250 μ lang sind. Die an den Ähren (Rispen) sitzenden trächtigen Weibchen erreichen dagegen, wie schon erwähnt, dem geringeren Nahrungsvorrat entsprechend, im allgemeinen keine so bedeutende Grösse. Mit Rücksicht hierauf und weil zudem die Blattscheide ja um die Ähre herum mehr oder weniger stark aufgetrieben ist, finden die Milben hier einen viel weiteren Raum. Ihr angeschwollener Körper nimmt demgemäss hier oft eine rundliche oder ovale Gestalt an. Die Grösse und die Körperform des trächtigen Weibchens können also nicht als Speziescharaktere gelten.

Die Entwicklung der Brut eines graviden Weibchens nimmt unter günstigen Verhältnissen etwa 3—4 Wochen in Anspruch; im Hochsommer, wo die erhöhte Temperatur einen regeren Stoffwechsel hervorruft, wird die Embryonalentwicklung beschleunigt, im Herbst verläuft sie aber weniger rasch.[2] Sobald unter der Nachkommenschaft die weiblichen Individuen das freilebende Nymphenstadium erreicht haben, werden einige von

---

[1] Bemerkenswert ist, dass in Amerika auf Nelken die angeschwollenen Weibchen eben an den infolge eines Pilzangriffes verfaulten Knospen angetroffen worden sind.

[2] Eine ähnliche Beobachtung hat v. HANSTEIN (1901, S. 93) betreffs der Entwicklungsvorgänge bei *Tetranychus* gemacht.

ihnen — wie schon früher (S. 7) erwähnt — je von den wenigen Männchen, die sich zumeist schon zu dieser Zeit zu Prosopa entwickelt haben, sofort befruchtet. Diese weiblichen Nymphen gehen nun im Sommer schon nach kurzer Frist in das Prosoponstadium über und beginnen sich voll zu saugen, um alsbald eine neue Generation zu erzeugen.

Die Zahl der Jahresgenerationen hängt wesentlich von dem Zeitpunkt ab, wo die ersten trächtigen Weibchen auftreten. Dies beruht wiederum einerseits auf der Zeit der Halm-, bezw. Ährenbildung der betreffenden Wirtpflanze, andererseits auf dem Morschwerden der Halme, also im Grunde teils auf der heterochronischen Entwicklung der Gräser, teils auf Temperatur- und Witterungsverhältnissen. Die Zahl der Jahresgenerationen ist demnach, wie dies auch meine in mehreren Jahren angestellten Untersuchungen lehren, in verschiedenen Jahren eine verschiedene. Es findet nun aber, auch wenn die äusseren Bedingungen durchaus die gleichen sind, öfters eine bedeutende Unregelmässigkeit im Erscheinen der verschiedenen Jahresgenerationen statt. Diese Unregelmässigkeit ist hauptsächlich auf zwei Faktoren zurückzuführen, einerseits auf den verschiedenen Entwicklungsgang der Nachkommenschaft, andererseits auf die oft sehr grosse Differenz in der Anzahl der von je einem Muttertier erzeugten Embryonen. Die intrauterine Entwicklung verläuft nämlich, wie wir dies weiter unten sehen werden, nicht immer in derselben Weise: die Embryonalentwicklung kann entweder mit dem Erreichen des Larvenstadiums (♀, ♂) oder erst mit dem Erreichen des Nymphenstadiums (♀), bezw. des Prosoponstadiums (♂) abgeschlossen werden. Die Ursachen dieser eigentümlichen Erscheinung habe ich in einer früher erschienen Arbeit (1907 a) angegeben; ich komme übrigens auf diese Frage noch später zurück. Dass die Entwicklung einer grossen Anzahl von Embryonen viel längere Zeit in Anspruch nimmt als diejenige einiger weniger Individuen, ist selbstverständlich. Man könnte aber erwarten, dass in beiden Fällen wenigstens z. B. die zuerst entwickelten weiblichen Nymphen etwa gleichzeitig aus dem Leib des Muttertieres ausschlüpfen würden. Dies ist aber keineswegs immer zutreffend. Ich habe nämlich vielfach konstatieren können, dass diese zuerst entwickelten Individuen nicht je nachdem sie das Nymphenstadium erreicht haben, ihre Mutter zu verlassen brauchen; sie verbleiben vielmehr recht oft im Mutterleib eingeschlossen bis zu der Zeit, wo schon eine grosse Anzahl ihrer Geschwister in das gleiche Entwicklungsstadium eingetreten sind, um sich dann alle gleichzeitig ins Freie zu begeben. Demgemäss tritt bei dem Erzeugen zahlreicher Embryonen beinahe die ganze Nachkommenschaft auf einmal oft viel später, als bei einer geringen Brut, in aktives Leben ein.

Im Laufe des Sommers dürften nun im allgemeinen etwa drei Generationen erscheinen, unter Umständen sogar vielleicht noch mehr. In milden Herbsten können sogar noch im November trächtige Weibchen angetroffen werden. Schon durch dieses Auftreten wiederholter Jahresgenerationen wird der für die Vermehrung der Milbe sonst anscheinend nachteilige Umstand, dass verhältnismässig nur sehr wenige weibliche Nymphen sich zu Prosopa entwickeln, — denen allein der Fortbestand der Art obliegt — gewissermassen beseitigt. Die überhaupt recht starke Vermehrung, welche diese Milbenart charakterisiert, ist aber vor allem auf die überaus grosse Fruchtbarkeit der viviparen Weibchen zurückzuführen. Ein einziges Muttertier kann nämlich nicht selten einige

Hunderte von Jungen erzeugen; ich habe bei einzelnen trächtigen Weibchen sogar über 500 Embryonen gezählt. Nicht zu unterschätzen ist ferner noch ein anderer Umstand. Die in dem oft enorm angeschwollenen Leib des Muttertieres sich entwickelnden Embryonen, welche nicht nur von der Chitinhaut des mütterlichen Körpers und von der von Flüssigkeit umgespülten mütterlichen Uteruswand, sondern — wie wir dies weiter unten sehen werden — noch von verschiedenen anderen Häuten umgeben sind, finden hier einen so ausgezeichneten Schutz, dass die embryonale Entwicklung eines jeden jugendlichen Individuums, vorausgesetzt dass kein Nahrungsmangel vorliegt, sich ohne die geringsten Störungen in vollkommener Sicherheit vollziehen kann Dieser Schutz wird dadurch noch mehr verstärkt, dass das Muttertier selbst in seinem versteckten Wohnort von der umschliessenden Blattscheide des Grashalmes vor äusseren Einflüssen und etwaigen Feinden recht gut geschützt ist.

Wir wollen nun die progressive Vermehrung der Milbe während eines Sommers durch ein einfaches Beispiel veranschaulichen. Wir gehen hierbei von der Voraussetzung aus, dass an einem geeigneten Halme, sagen wir von *Agropyrum repens*, im Frühsommer nur ein weibliches Prosopon auftritt, das als Urfundatrix (1) die erste Generation (I) erzeugt. Wir wollen ferner annehmen, dass im Laufe des Sommers drei Generationen (I, II, III) nach einander folgen, sowie dass die trächtigen Weibchen je 100 Individuen gebären, von denen durchschnittlich 5 männlichen Geschlechts sind, dass ebenfalls nur 5 weibliche Nymphen, nachdem sie von den Männchen befruchtet worden sind, sich zu Prosopa entwickeln (♀ P.), und dann als trächtige Weibchen (Fundatrices 2, 3) neue Generationen gründen, während die übrige Nachkommenschaft, 90 weibliche Nymphen (♀ N.), auf diesem Entwicklungsstadium verharren. Wir erhalten dann die folgende Tabelle:

	Fundatrices	♂	♀ P.	♀ N.	Generation
1)	1:	5	5	**90**	I.
2)	5:	25	25	**450**	II.
3)	25:	125	**125**	**2,250**	III.
	31	155	155	**2,790**	

Bei dem Zählen derjenigen Individuen, die im Spätherbst, nachdem die dritte Generation ausgebildet worden ist, noch am Leben sind und dann an dem Halme überwintern, um im folgenden Frühjahr auf den Gräsern beschädigend aufzutreten, müssen wir die trächtigen Weibchen (Fundatrices), die nach der Vollendung der Brutentwicklung immer zu Grunde gehen, sowie sämtliche Männchen, welche ja nach kurzer Zeit sterben, ausschliessen. Es bleiben also übrig sämtliche weiblichen Nymphen (2790) sowie die (125) weiblichen Prosopa der dritten Generation, welche erst im nächsten Sommer trächtig werden und dann als Urfundatrices fungieren; im Ganzen also 2915 Individuen. Auf einem Halme von *Agropyrum repens* kommt im Spätherbst in der Tat eine so zahlreiche Nachkommenschaft nicht selten vor. Auf *Calamagrostis epigejos*, wo die trächtigen Weibchen weniger zahlreich auf dem Halme, sondern vorwiegend auf dem in der Blattscheide versteckten morschen Teil der grossen und dichten Rispe sich aufhalten,

habe ich Mitte September eine noch weit grössere Anzahl von Milben gefunden. Auf einzelnen *Calamagrostis*-Pflanzen konnte die Zahl der Milben sogar auf mehrere Tausend verangeschlagt werden.

Betreffs der Widerstandsfähigkeit von *P. graminum* gegen gewisse äussere Einflüsse und zwar namentlich gegen verschiedene Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse, habe ich einige Beobachtungen und Versuche angestellt. Aus diesen ergab sich, dass die Milbe in allen Entwicklungsstadien durch anhaltende Trockenheit recht stark litt, besonders wenn gleichzeitig etwas höhere Temperatur obwaltet, wie dies an warmen sonnigen Sommertagen der Fall ist. Gegen niedrige Temperatur, sogar gegen mehrere Kältegrade, wenn nur diese nicht ganz abrupt eintreten, erwiesen sich die weiblichen Nymphen und Prosopa — die ja die einzigen Stadien sind, in denen diese Milbe überwintert und überhaupt einer stärkeren Kälte unterworfen wird — als recht widerstandsfähig. Auch wenn trächtige Weibchen den Herbstfrösten ausgesetzt worden sind, kann die Entwicklung ihrer Embryonen bei eintreffender wärmerer Temperatur wieder normalerweise fortgehen. In starker Nässe, ja sogar in Wasser eingetaucht, können sie — und dies hat auf die sämtlichen Entwicklungsstadien Bezug — wie wir dies unten sehen werden, ohne grösseren Nachteil lange Zeit fortleben. Die Kenntnis dieser Tatsachen ist gewissermassen von praktischer Bedeutung. Sie lehrt uns, einerseits, dass die Milben, wenn sie der normalen Feuchtigkeit beraubt werden — was ja in recht hohem Masse geschieht wenn bei der Heuernte die Grashalme abgemäht und gedörrt worden sind — leicht dem Tode anheimfallen, andererseits, dass sogar eine etwaige, mehrere Wochen dauernde Überschwemmung der Grasfelder keineswegs diese Tiere zu vernichten vermag.

Es mögen hier einige Ergebnisse meiner Experimente mit in Wasser untertauchten Milben angeführt werden. Hierbei ist die Bemerkung vorauszuschicken, dass in sämtlichen Fällen die Tiere — abgesehen von den Embryonen, die noch nicht eine frei bewegliche Existenz führten —, wenn nicht anders ausdrücklich angegeben wird, jeder Nahrung entbehrten.

Wenn trächtige Weibchen in Wasser untertaucht worden waren, ging die Entwicklung der in dem angeschwollenen Körper des Muttertieres eingeschlossenen Embryonen von den Furchungsstadien des Eies ab bis zum Erreichen des Larven-, bezw. des Nymphenstadiums, (betreffs der Männchen sogar des Prosoponstadiums) ganz normalerweise fort. Wurden aber die Eier, resp. Embryonen von dem mütterlichen Körper herauspräpariert, was durch Zerquetschen des in Wasser liegenden trächtigen Weibchens sehr leicht gelingt, wurde in gewissen Fällen die weitere Entwicklung der Brut gehemmt. Weil diese Fälle durch einen Vergleich mit der normalen Embryonalentwicklung leichter verständlich werden, dürfte es angemessen sein, dieselben erst in dem Abschnitt über die Ontogenie unserer Milbe zu besprechen. Ich teile deshalb hier nur einige Beobach-

tungen betreffs des Verhaltens der ausgeschlüpften, frei beweglichen Jugendstadien und Prosopa im Wasser mit.

Die sechsfüssigen Larven, sowohl männlichen als weiblichen Geschlechts, welche aus dem in Wasser untertauchten Muttertier ausgeschlüpft und mithin sogleich direkt ins Wasser gekommen waren, lebten hier mehr als zwei Wochen fort. Während dieser Zeit und bis zu ihrem Tode konnten keine Andeutungen derjenigen inneren Prozesse beobachtet werden, die den Übergang von Larven- zum Nymphenstadium einleiten. Die einzigen, jedoch nicht besonders augenfälligen Veränderungen im Larvenkörper betrafen den Inhalt des Mitteldarmes und des Exkretionsorganes; die Quantität des ersteren wurde allmählich verringert, während gleichzeitig die der Exkretionsmasse sich als ein wenig vermehrt erwies, was ja auf ein teilweises Verbrauchen des im Darme befindlichen Nahrungsmaterials durch die hungernden Tiere hindeutet. Ganz ähnlich verhielten sich die jungen, unter normalen Verhältnissen aus den am Halme sitzenden trächtigen Weibchen soeben ausgeschlüpften Larven, wenn sie in Wasser gebracht wurden [1]. Falls aber diese Larven einige Tage im Freien gelebt und während dieser Zeit sich von den pflanzlichen Säften der Halme ernährt hatten, bevor sie ins Wasser getaucht worden waren, konnte der Übergang von Larve zur Nymphe normalerweise stattfinden.

Die (weiblichen) Nymphen fanden sich im Wasser noch besser als die Larven zurecht. Viele Nymphen blieben im Wasser untertaucht beinahe drei Monate leben; bei ihnen konnten dieselben vom Stoffwechsel bedingten Veränderungen an dem Inhalt des Mitteldarmes und des Exkretionsorganes, wie bei den Larven, beobachtet werden. Falls das Wasser recht langsam bis zu völliger Trockenheit verdunstete, krochen die Nymphen bald lebhaft herum; ein schnelles Verdunsten des Wassers konnten sie aber meist nicht gut ertragen, sondern gingen dann oft zu Grunde [2].

Junge im Freien soeben ausgeschlüpfte Nymphen, die sich mit Männchen in Kopula befanden, wurden nach der beendeten Kopulation in Wasser untertaucht. Hier verharrten sie mehrere Wochen bis zum Tode auf dem Nymphenstadium; auch wenn Nahrung, in Form von in das Wasser eingesenkten abgeschnittenen Halmstücken ihnen dargeboten wurde, wurde dieselbe nicht angenommen. Im Vergleich hiermit sei an den schon vorher (S. 8) bemerkten Umstand erinnert, dass die in Zuchtgläsern unter möglichst normalen Verhältnissen gehaltenen befruchteten Nymphen sich zu Prosopa entwickelten.

Weibliche Prosopa blieben fast ebensolang wie die weiblichen Nymphen im Wasser am Leben. Nahrung wurde auch von denselben ebensowenig wie von den Nymphen unter den genannten anormalen Verhältnissen angenommen. Schon dieser Umstand schloss die Möglichkeit eines Überganges in den angeschwollenen, trächtigen Zustand aus. War aber der betreffende Zustand einmal im Freien erreicht worden, fand, wie

[1] Auch wenn die ganz jungen Larven in Zuchtgläsern in feuchter Luft ohne Nahrung gehalten wurden, starben sie immer ohne jede Andeutung eines beginnenden Überganges zu Nymphen zu zeigen.
[2] Eine ähnliche Beobachtung hat LOHMANN (1888, S. 93—94) an einigen Gamasiden gemacht

dies schon vorher erwähnt wurde, die Embryonalentwicklung im Mutterkörper regelmässig statt.

Männliche Prosopa [1], die ja auch im Freien eine ziemlich kurze Zeit leben (vgl. oben, S. 7), starben im Wasser 5—12 Tage nach ihrem Ausschlüpfen aus dem Mutterkörper. Wenn sie zusammen mit weiblichen Nymphen gehalten wurden, machten sie zahlreiche Versuche, sich mit diesen zu begatten, was indessen, so viel ich beobachten konnte, niemals gelang, offenbar weil die Tiere in der Flüssigkeit keinen festen Stützpunkt hatten, sondern stets umfielen.

Aus den oben angeführten Versuchen scheint es mir mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass der Aufenthalt im Wasser nicht an und für sich den Milben überhaupt direkt verhängnisvoll war, sondern dass die wahre Todesursache eher im Nahrungsmangel zu suchen ist. Vor allem dürfte dies mit den Larven der Fall sein, die noch in Entwicklung begriffen sind und, wie dies zahlreiche Zuchtversuche bewiesen, auch unter sonst normalen Verhältnissen leicht vor Hunger sterben. Die Larven dürften überhaupt nicht ohne vorhergehende Nahrungsaufnahme sich in Nymphen umwandeln können. Im Gegensatz zu den Larven können die weiblichen Nymphen und Prosopa lange Zeit jeder Nahrung entbehren. Es scheint aber — und dies wurde auch durch andere Versuche bestätigt — als ob den befruchteten Nymphen in der Regel ebenfalls die Aufnahme einer gewissen Nahrungsquantität erforderlich sei, bevor sie sich zu Prosopa entwickeln. Dass die weiblichen Prosopa einen reichlichen Vorrat von pflanzlichen Säften aufnehmen müssen, um die Eibildung und Brutentwicklung überhaupt zu ermöglichen, habe ich schon früher bemerkt. Es mag schliesslich noch hervorgehoben werden, dass die Milben im Freien wohl selten in so ungünstige Verhältnisse geraten, wie diejenigen, unter denen sie bei meinen Wasserexperimenten gehalten wurden. Auch wenn ein Grasfeld längere Zeit unter Wasser liegt, haben sie doch an den von der Blattscheide umgegebenen Halmen einen gut geschützten Wohnort und können sich aller Wahrscheinlichkeit nach ohne nennenswerte Schwierigkeiten fortwährend ernähren und unbehindert ihre Entwicklung vom Ei zu geschlechtsreifen Individuen vollziehen.

Es mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden, dass auch einige andere Landmilben sich längere Zeit in Wasser aufhalten können. So erwähnt HENKING (1882, S. 636—637), dass Larven von *Trombidium fuliginosum* HERM. 12 Tage lang in Wasser lebten; sie gingen dann angeblich hauptsächlich an Nahrungsmangel zu Grunde. Eier derselben Milbe, welche in ein Gefäss mit Brunnenwasser gelegt wurden, entwickelten sich darin ganz normal und gingen in das Schadonophanstadium über; die ausgeschlüpften Larven krochen im Wasser munter herum. Nach MICHAEL (1880; 1888 a, S. 466) gediehen die Nymphen der Oribatide *Hermannia bistriata* (NIC.) im Wasser ebensowohl als auf dem Lande. Weitere Notizen über das Gedeihen von Landmilben im Wasser finden sich u. a. bei HALLER (1880 b; 1880 d) und LOHMANN (1888, S. 93—95) [2].

---

[1] Männliche Nymphen kommen nicht vor. Diejenigen Individuen, die ich früher (1900 a, S. 47) als ♂-Nymphen gedeutet habe, dürften nur schlechter ernährte ♂-Prosopa dargestellt haben.

[2] Vgl. auch HUNTER & HOOKER (1907) und BANKS (1908).

Beiläufig mag noch erwähnt werden, dass TRYBOM (1893) die mit *P. graminum* nahe verwandte *Pediculoides ventricosus* (NEWP.) nebst Entomostraceen in einem See in Schweden eingesammelt hat; es werden aber keine näheren Angaben über ihr Verhalten im Wasser mitgeteilt.

Das auffallend vorzügliche Gedeihen mehrerer exquisiter Landmilben im Wasser steht vielleicht mit der Gewohnheit dieser Tiere, sich im allgemeinen an feuchten Orten aufzuhalten, in Zusammenhang, und scheint zugleich darauf hinzudeuten, dass bei den Milben ein Übergang vom Land- zum Wasserleben, der ja in verschiedenen Gruppen tatsächlich stattgefunden hat, auch noch verhältnismässig leicht zu stande kommen kann.

Weil die zuletzt genannte Milbenart, *P. ventricosus* (NEWP.), wie dies zahlreiche in Europa und Amerika angestellte Untersuchungen zeigen, an verschiedenen Insekten und zwar hauptsächlich an Larven, mitunter auch an Eiern oder Puppen, schmarotzend lebt [1], wurden von mir einige Versuche angestellt, um zu erfahren, ob *P. graminum* bei Mangel an pflanzlicher Nahrung sich von tierischen Säften ernähren würde. Zu diesem Zweck wurde die Milbe zusammen mit verschiedenen Insektenlarven, hauptsächlich mit Osciniden- und Cecidomyiden-Larven, — die ja nicht selten ebenfalls an Gras- und Getreidehalmen vorkommen — aber ohne jegliche Pflanzenteile, in Zuchtgläsern gehalten. Die Milben krochen zwar vielfach auf den Körpern dieser Larven herum, nahmen aber von ihnen gar keine Nahrung an sich, sondern starben schliesslich vor Hunger.

Am Schlusse mag noch bemerkt werden, dass *P. graminum*, wie dies BRUCKER (1900, S. 360) für *Pediculoides ventricosus* beschreibt, bei dem Herumlaufen sich in der Regel nur des 2. und 3. Beinpaares bedient, während das 1. Beinpaar mit dem stark beborsteten Tarsus tastend gerade hervorgestreckt gehalten und das 4. Beinpaar passiv nachgeschleppt wird. Nur wenn die weiblichen Nymphen und Prosopa stehen bleiben, wird auch das 4. Beinpaar auf die Unterlage, wie zur Stütze, gesetzt; bei den Männchen kommt das 4. Beinpaar überhaupt nur bei dem Ausschlüpfen aus den umgebenden Häuten (davon Näheres in dem ontogenetischen Abschnitt) und bei der Kopulation, im letzteren Falle gewissermassen als Klammerorgan, zur Anwendung.

[1] Vgl. NEWPORT (1850; 1853), LICHTENSTEIN (1868), PACKARD (1870), WEBSTER (1883 a; 1883 b; 1884; 1892 a; 1892 b; 1896), LABOULBÈNE (1884), MÉGNIN (1885), LABOULBÈNE & MÉGNIN (1885), LINTNER (1885; 1890; 1895), TRYBOM (1893), MARLATT (1898), BRUCKER (1899; 1900), REUTER (1900 a)

II. Zur Morphologie der Acariden.

A. Äussere Morphologie

1. Bemerkungen über die Körperregionen der Acariden.

Ehe ich zur speziellen Erörterung der Morphologie von *Pediculopsis graminum* übergehe, mögen einige allgemeine Bemerkungen betreffs der bei den Acariden zu unterscheidenden Körperregionen vorausgeschickt werden.

In mehreren zoologischen Hand- und Lehrbüchern, wie auch in einigen neueren Spezialarbeiten [1] wird angegeben, dass bei den Acariden alle Abschnitte des Körpers zu einem verschmolzen seien, sowie dass durch diese Verschmelzung die letzte Andeutung von Gliederung verloren gegangen sei. Dies ist zwar für viele Milben zutreffend, bei weitem aber nicht für alle. Im Gegenteil finden sich in einer oder anderen Form Spuren einer Segmentierung in recht vielen Acaridenfamilien. Mit Recht hat u. a. MICHAEL [2] wiederholentlich hervorgehoben, dass in mehreren verschiedenen Milbengruppen, ja sogar bei der Mehrzahl der Acariden, eine mehr oder weniger ausgesprochene Querfurche, bezw. Querlinie, zwischen dem 2. und 3. Beinpaare vorkommt, wodurch der Milbenkörper in zwei öfters sehr deutlich getrennte Abschnitte geschieden wird. Diese Furche tritt gewöhnlich dorsal markanter auf, geht aber in vielen Fällen ebenso deutlich rings um den Körper; nicht selten ist sogar der vordere Körperabschnitt gegen den hinteren in gewissem Masse beweglich [3].

Mehr oder weniger prägnante Andeutungen einer noch weiter gehenden Gliederung finden sich ausserdem bei vielen, ganz verschiedenen Familien angehörigen Milben. In gewissen Fällen lässt auch die Anordnung der Muskulatur und der Borsten auf eine ehemalige Körpergliederung schliessen. Um Weitläufigkeit zu vermeiden, gehe ich hier

---

[1] Vgl. KENNEL (1891, S. 33), TROUESSART (1892, S. 39, 40), WAGNER (1895, S. 150), CARPENTER (1903, S. 337) u. A.

[2] MICHAEL (1884 a, S. 132; 1885 a, S. 387; 1894 a, S. 20–21; 1896 a, S. 16; 1901, S. 31, 50).

[3] Vgl. u. A NICOLET (1854, S. 409), HALLER (1881 a, S 384), MICHAEL (1884 a, S. 7, 114; 1888 a, S. 544; 1901, S. 31, 51), TROUESSART (1892, S. 49).

nicht ins Detail ein, sondern beschränke mich darauf, auf die betreffenden Litteraturangaben zu verweisen [1].

Das nicht jede Körperringelung eine echte Segmentierung darstellt, ist selbstverständlich. So hat z. B. die Ringelung des Hinterleibes von *Demodex* und der Eriophyiden mit einer wahren Segmentiering natürlich nichts zu tun. Es fehlt sogar nicht an Stimmen, welche überhaupt die wahre Segmentnatur der mitunter auftretenden Gliederung des Milbenkörpers und zwar namentlich derjenigen des Hinterleibes bezweifeln, bezw. die angebliche Segmentierung als eine sekundäre Erscheinung bezeichnen [2], und diese Auffassung dürfte wenigstens in einigen Fällen berechtigt sein. Andererseits lässt sich aber bei gewissen Milben, wenigstens zum Teil, ein Übergang der embryonalen Segmentierung in die definitive Körpergliederung nachweisen. In diesen und ähnlichen Fällen darf man wohl mit Recht von einer wirklichen Segmentierung sprechen. Ich werde später noch auf diesen Punkt zurückkommen.

Unter den am Milbenkörper anzutreffenden Segmentgrenzen tritt jene zwischen dem 2. und 3. Gangbeinpaare befindliche Querfurche weitaus am häufigsten auf und stellt in vielen Fällen, wo überhaupt noch eine Gliederung vorkommt, die einzige äusserlich wahrnehmbare Körpersegmentierung der erwachsenen Milbe dar. Diese Grenzfurche wird öfters noch auffallender dadurch, dass infolge einer Streckung des Körpers die genannten Beinpaare mehr oder weniger weit von einander entfernt stehen; in der Regel werden bekanntlich bei den Milben die vier Beinpaare in zwei Gruppen verteilt und zwar so, dass die beiden vorderen nach vorn, die beiden hinteren dagegen nach hinten gerichtet werden [3]. Diesen Umständen, in Zusammenhang mit gewissen anderen Verhältnissen, haben einige Autoren eine grosse Bedeutung bei der Beurteilung der verschiedenen Körperabschnitte der Acariden zugemessen.

Betreffs der Körperregionen der Milben machen sich übrigens noch mehrere streitige Auffassungen geltend. Bekanntlich wird im allgemeinen der Milbenkörper, wie der Körper der Arachnoiden überhaupt, als aus einem Cephalothorax und dem Abdomen zusammengesetzt angesehen. In der allermeisten acarologischen Litteratur, namentlich in den rein deskriptiv-systematischen Arbeiten, in denen morphologische Fragen nicht einer Diskussion unterzogen werden, wird nun, wenn zwischen dem 2. und 3. Beinpaare eine Querfurche, bezw. Querlinie vorhanden ist, nach allgemein eingebürgertem Gebrauch der

[1] Vgl. PAGENSTECHER (1860, S. 8, 28), KRAMER (1876 a, S. 32—35; 1876 b, S. 47; 1876 c, S. 200—201; 1877 a, S. 56; 1882 a, S. 178), MICHAEL (1880; 1884 b, S. 385, 394; 1885 a, S. 387, 388, 397; 1885 c, S 9, 10; 1886 a, S. 389; 1894, S. 20—21; 1896 a, S. 16; 1901, S. 31, 50—51), HENKING (1882, S. 623—624, 632—633, 656), KARPELLES (1886, S. 57—58), BERNARD (1892 a, S. 280), KORSCHELT & HEIDER (1892, S 625—626). BERLESE (1882/1893, Taf. 10; 1900, S. 240), TRÄGÅRDH (1900, S. 12—13), THOR (1903, S. 9), BANKS (1904, S. 2, 74).

[2] WEISSENBORN (1887, S. 73), LANG (1888, S. 531), WAGNER (1895, S. 149), NORDENSKIÖLD (1898, S. 51), u. A.

[3] Eine durch die ausserordentlich starke Ausbildung des 4. Beinpaares bedingte Ausnahme von dieser Regel bildet nach MICHAEL (1896 a, S. 22) die Oribatidengattung *Zetorchestes*. — In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, dass nach STSCHELKANOVTZEFF (1903, S 331) auch bei *Chernes* in einem gewissen embryonalen Stadium eine etwa ähnliche Gruppierung der Beinanlagen wie bei den meisten entwickelten Acariden vorkommt.

vor derselben gelegene Körperabschnitt schlechthin als Cephalothorax, der hinter derselben befindliche als Abdomen bezeichnet. Von einigen Autoren, wie BUCHHOLZ (1869, S. 5), HALLER (1881 a, S. 384 ff; vgl. auch 1880 c, S 269, 276; 1881 d, S. 374), KRAMER [1] (1882 a, S. 182; 1882 b, S. 183), NÖRNER [1] (1880, S. 107; 1882 a; 1882 b, S. 389—390; 1883. S. 92), OUDEMANS (1885. S. 39), MICHAEL (1884 a, S. 132; 1894 a. S. 21; 1896 a, S. 16; 1901, S. 31—32, 50), CANESTRINI & KRAMER (1899, S. 4) und THOR (1903, S. 10—11) wird diese Begrenzung von Cephalothorax und Abdomen sogar von morphologischem Gesichtspunkte aus verteidigt, wonach also jedenfalls — auch wenn eine Querfurche nicht existiert — die zwei hinteren Beinpaare als Abdominalextremitäten aufzufassen seien.

Nach SCHIMKEWITSCH (1884 a, S. 27—29) bildet die genannte Querfurche nicht die Grenze zwischen dem Cephalothorax und Abdomen. Durch einen Vergleich der Milbenlarven mit den Chilognathenlarven kommt er zu dem Schluss, dass bei den erwachsenen Acariden das letzte (4:te) Beinpaar dem Abdomen zugehört [2] und die betreffende Grenze also zwischen dem 3. und 4. Beinpaar zu finden sei. Die Unhaltbarkeit dieser Deutung hat schon WEISSENBORN (1887, S. 88) zur Genüge hervorgehoben.

Von vielen Autoren, wie NICOLET (1854, S. 386, 409), ROBIN (1860, S. 205), FÜRSTENBERG [3] (1861, S. 173), HALLER (1877, S. 55), ROBIN & MÉGNIN (1877, S. 212, 222—225), CSOKOR [4] (1879, S. 430), HENKING (1882, S. 624, 632—633), WEISSENBORN (1887, S. 72, 87—88), WINKLER (1888, S. 319, 330, 333), LANG (1888, S. 531), VOGT & YUNG (1890, S. 259), BERNARD (1892 a, S. 280, 282), KORSCHELT & HEIDER (1892, S. 626), WAGNER (1895, S. 228—229), BANKS (1904, S. 2) u. A., wird für die Acariden wie für die übrigen Arachnoiden, der gliedmassentragende Körperteil als Cephalothorax, der gliedmassenlose als Abdomen aufgefasst; demgemäss fängt also das Abdomen erst hinter dem 4. Gangbeinpaare an.

Für PAGENSTECHER (1860, S. 8—9) und BRUCKER (1900, S. 367) gilt jene oben erwähnte Querfurche dorsal als Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen, während der Cephalothorax ventral sich bedeutend weiter nach hinten erstreckt, so dass er hier noch die beiden letzten Beinpaare umfasst. Ich erlaube mir zur näheren Charakterisierung dieser Auffassung die Aussprüche der genannten Autoren wörtlich anzuführen. PAGENSTECHER (l. c., S. 8): „Es erscheint nicht schwer, die Art, wie Hinterleib und Thorax dieser Milben sich verbinden, aus der regulären der Insecten in der Weise entstanden zu denken, dass das zweite und dritte eigentliche Thoracalsegment oben, das wahre Abdomen unten weniger entwickelt und dieses dann auf jene geschoben wurde".

---

[1] Von KRAMER, NÖRNER und mehreren anderen Acarologen wird der die Mundgliedmassen tragende Teil als besonderer Körperabschnitt, „capitulum", „Kopf", bezeichnet.

[2] WINKLER (1888, S. 329) gibt unrichtig an, dass auch HALLER (1881 a) und KRAMER (1882 a) nur das letzte, statt der zwei letzten Beinpaare als abdominal ansehen.

[3] FÜRSTENBERG unterscheidet bei den Sarcoptiden zunächst zwei Körperabschnitte, nämlich den die Mundgliedmassen tragenden „Kopf" und den aus dem Thorax und Abdomen zusammengesetzten „Brustbauch" oder „Thorakokoilia". Der Thorax trägt jedoch sämtliche Gangbeinpaare und das Abdomen ist gliedmassenlos.

[4] Auch CSOKOR sprich bei *Demodex* von einem getrennten „Kopf".

BRUCKER (l. c.): „Dorsalement le corps [bei *Pediculoides ventricosus* NEWP.] est divisé, comme chez tous [?] les Acariens, en deux parties, le céphalothorax et l'abdomen, par un sillon qui se projette verticalement entre les pattes de la deuxième et celles de la troisième paire. Ce n'est pas du tout une raison d'ailleurs pour considérer la troisième et la quatrième paires de pattes comme abdominales: le céphalothorax est seulement moins développé en longueur dans la région dorsale que dans la région ventrale". Hierzu mag bemerkt werden, dass die fragliche Querfurche, wie schon oben (S. 17) hervorgehoben, bei vielen Milben ganz rings um den Körper verläuft und demnach auch ventral den die beiden hinteren Gangbeinpaare tragenden Körperteil von dem vorderen Körperabschnitt trennt. Übrigens steht die embryonale Entwicklung der Acariden nicht im Einklang mit der soeben besprochenen Auffassung.

Im Anschluss an HANSEN's und SÖRENSEN's (1898, S. 225; vgl. auch 1905, S. 6 und HANSEN 1902, S. 198, 216) Deutung der Körperregionen bei anderen Arachnoiden (namentlich der Palpigraden) unterscheidet WITH (1904, S. 138) bei den *Notostigmata* drei Körperabschnitte, Kopf, Thorax und Abdomen, von denen die beiden ersteren mit den gleichnamigen Abteilungen anderer Autoren nicht morphologisch gleichwertig sind. Zu dem Kopfe im Sinne der soeben genannten drei dänischen Verfasser gehören nämlich nicht nur die beiden Mundgliedmassenpaare, sondern auch die zwei ersten Gangbeinpaare, also die vier vorderen von den sämtlichen sechs Extremitätenpaaren. Der Thorax soll dagegen nur zwei [1] mit je einem Gangbeinpaar versehene Segmente umfassen, und der übrige, gliedmassenlose Teil stellt das Abdomen dar.

Obwohl also betreffs der Begrenzung der einzelnen Körperabschnitte verschiedene Ansichten herrschen, sind dagegen sämtliche oben genannten Autoren darin einverstanden, dass sie den Körper der Acariden als aus Kopf, Thorax und Abdomen, bezw. von Cephalothorax und Abdomen, welche mehr oder weniger innig mit einander verschmolzen sind, zusammengesetzt betrachten. Nach ABENDROTH (1868, S. 9) soll es aber ungerechtfertigt sein, eine solche Verschmelzung anzunehmen, da nach ihm keine ursprüngliche Sonderung nachzuweisen sei. Dass dennoch eine solche Sonderung ursprünglich stattgefunden hat, lehrt uns, wie dies schon WEISSENBORN (1887, S. 71) betont, die embryonale Entwicklung vieler Acariden.

In den letzten Zeiten ist von einzelnen Autoren geltend gemacht worden, dass die Termini Cephalothorax und Abdomen als Bezeichnungen von Körperregionen der Acariden, bezw. der Arachnoiden überhaupt, zu verwerfen sind. Schon in seiner oben zitierten Arbeit (1885, S. 39) wird diese Ansicht betreffs der Acariden von OUDEMANS ausgesprochen. In einer späteren Arbeit (1896 a, S. 64) hat er dieselbe Bemerkung in noch bestimmterer Form wiederholt und in einer dritten (1896 b) werden von ihm

---

[1] Nach BÖRNER (1901, S. 543) und RUCKER (1903, S. 412) besteht dagegen im Gegensatz zu der Auffassung HANSEN's und SÖRENSEN's bei den Koenenien (Palpigradi) der Thorax aus drei Segmenten, zu denen die drei hinteren Beinpaare hören; mit der Bezeichnung dieser Segmente als „Thorax" soll jedoch, wie dies BÖRNER ausdrücklich hervorhebt, „keineswegs eine Homologie mit dem gleichnamigen Körperabschnitte bei den Hexapoda ausgedrückt sein".

jene Benennungen gegen die Ausdrücke Prosoma und Metasoma vertauscht. Die durch diese Termini bezeichneten Körperabschnitte werden inbezug auf ihre Begrenzung in ganz ähnlicher Weise, wie früher Cephalothorax und Abdomen, von ihm aufgefasst (vgl. oben, S. 19), d. h. das Prosoma soll von dem mit den zwei hinteren Beinpaaren versehenen Metasoma durch die zwischen dem 2. und 3. Beinpaare verlaufende Querfurche getrennt werden.

So wünschenswert es nun auch sein mag, die bisher üblichen Bezeichnungen Cephalothorax [1] und Abdomen gerade für die Acariden endlich auszumerzen, bei denen bezüglich der Auffassung dieser Termini in morphologischer Hinsicht, wie oben gezeigt, eine wahre Verwirrung herrscht, so dürfte es dennoch nicht angemessen sein, die Ausdrücke Oudemans', wenigstens nicht in dem von ihm gebrauchten Sinne, einfach zu akzeptieren. Einerseits fehlt seitens dieses Verfassers jede morphologische Begründung dieser Ausdrücke, welche ohne vergleichende Berücksichtigung der gleichwertigen Körperabschnitte der nächstverwandten Arthropoden (der übrigen Arachnoiden) geschaffen worden sind. Andererseits sind schon früher von anderen Autoren ganz gleichlautende, aber mit denen Oudemans' nicht homologe Bezeichnungen eingeführt worden, die auf breiter vergleichend anatomischer und embryologischer Basis ruhen und als solche für sämtliche Arachnoiden (bezw. Cheliceraten) Anwendung finden.

Es werden nämlich zuerst von Ray Lankester, Benham und Miss Beck (1885) bei *Scorpio* (und *Limulus*) drei Körperregionen, Vorder-, Mittel- und Hinterleib unterschieden, welche mit den indifferenten Ausdrücken Pro-, Meso- und Metasoma bezeichnet werden. Von diesen Regionen umfasst das Prosoma ausser dem primären Kopfabschnitt [2] die ersten sechs Segmente, welche die sechs ausgebildeten Extremitätenpaare tragen, das Mesosoma enthält diejenigen Segmente, welche nur embryonale Anlagen von später z. T. modifizierten, z. T. rückgebildeten Extremitätenpaaren aufweisen, während das Metasoma aus den übrigen Segmenten besteht, welche auch embryonal gar keine Anlagen von Extremitäten zeigen. Während Heymons (1901, S. 146) die betreffenden Abschnitte als Cephalon, Pereion und Pleon bezeichnet [3], wird von Börner (1902 a) die Terminologie der soeben genannten englischen Forscher akzeptiert und ihre Gültigkeit für die gesamten Chelicerata hervorgehoben. In vielen Arachnoidengruppen sind nun aber die beiden hinteren Körperregionen eng mit einander verbunden oder sogar zu einem Stück verschmolzen. Dieser zusammengesetzte Abschnitt, der morphologisch als

---

[1] Zumal von morphologischem Gesichtspunkte aus, wie dies Heymons (1901, S. 139 ff.; 1904, S. 283, Fussnote 1; vgl. auch 1905, S. 431) und Börner (1902 a, S. 448) hervorheben, die Chelicerata überhaupt keinen Cephalothorax besitzen.

[2] Dieser primäre Kopfabschnitt soll nach Heymons (1901, S. 140) aus Acron und dem 1. Metamer bestehen. Das Prosoma ist hier also nicht mit dem Prosoma (Protosoma) im Sinne Haeckel's (1896, S. 605) homolog, welcher letztgenannte Körperabschnitt dem Acron im Sinne Heymons' (1901), nicht aber im Sinne Janet's (1898) entspricht.

[3] Wie dies Börner (1902 a, S. 448) hervorhebt, werden jedoch von Heymons (beim Scorpion) die zwei hinteren Abschnitte, Pereion und Pleon, inbezug auf ihre gegenseitige Begrenzung abweichend aufgefasst, „indem er aus dem ehemaligen Praeabdomen den Mittel-, aus dem Postabdomen den Hinterleib macht“. Seine Definition von Pereion und Pleon stimmt jedoch mit derjenigen Börner's ganz überein.

Mesometasoma zu bezeichnen ist, wird von BÖRNER in einer späteren Arbeit (1904) Opisthosoma benannt. Neuerdings ist von HEYMONS (1905, S. 432) nachgewiesen worden, dass die Embryonen von *Galeodes* nicht nur am Mesosoma, sondern auch an den metasomalen Segmenten Gliedmassenanlagen besitzen. Hierdurch hat, wie dies HEYMONS (l. c., p. 435) hervorhebt, die „Einteilung des Cheliceratenkörpers in ein Prosoma, Mesosoma und Metasoma für die Solifugen keine Gültigkeit; denn bei ihnen ist die Rumpfgliederung eine vollkommen homonome, und es liegt keine Veranlassung vor, diese homonome Gliederung des Rumpfes als eine sekundäre anzusehen". Nach PÉREYASLAWZEWA (1907) sollen auch beim Scorpion (*Androctonus ornatus*) metasomale (abdominale) embryonale Extremitätenanlagen vorkommen. Mit Rücksicht hierauf dürfte es angemessen sein, auch bei den übrigen Arachnoiden nur von zwei primären Körperabschnitten, von einem Prosoma und einem Opisthosoma, zu reden.

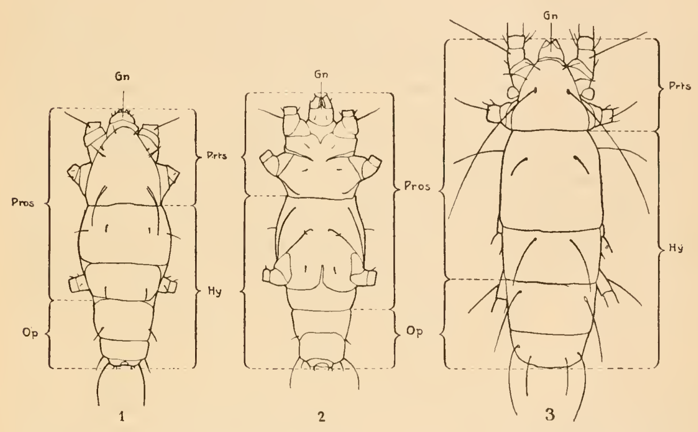
Kehren wir nun zu den Acariden zurück und wollen wir für dieselben die jetzt erwähnte Terminologie anwenden, was meiner Ansicht nach im Vergleich mit der alten einen entschiedenen Fortschritt bedeuten würde, haben wir also bei den Milben das gliedmassentragende Prosoma von dem gliedmassenlosen Opisthosoma zu unterscheiden. Während nun z. B. bei den Araneen die beiden Regionen durch eine starke Einschnürung scharf von einander getrennt werden, ist bei den Acariden der hintere Teil des Prosoma in der Regel an der ganzen Breite mit dem Opisthosoma verbunden, bezw. zumeist ohne merkbare Grenzen mit diesem verschmolzen. Wenn bei den Milben überhaupt — abgesehen von dem als „Capitulum" bekannten, die zwei Mundgliedmassenpaare enthaltenden Abschnitt — eine Einschnürung des Körpers vorkommt, tritt dieser eben in Form jener zwischen dem 2. und 3. Beinpaare verlaufenden Querfurche auf. Nun ist es vielfach sehr erwünscht, ja sogar notwendig, bei der Besprechung der äusseren und inneren Morphologie der Milben, namentlich aber bei einer systematischen Deskription, gerade diese durch die Querfurche, bezw. Querlinie getrennten Abschnitte auseinander zu halten. Um langweilige und unbequeme Umschreibungen zu vermeiden, müssen wir also für diese nur bei den Milben markant gesonderten Körperabteilungen besondere Namen einführen. Die Benennungen OUDEMANS' können aus den oben (S. 21) angeführten Gründen nicht füglich gutgeheisst werden. Ich gestatte mir den Ausdruck Proterosoma[1] oder Vorkörper für den vor der betreffenden Querfurche, Hysterosoma[1] oder Nachkörper für den hinter derselben gelegenen Körperabschnitt vorzuschlagen.

Selbstverständlich können und sollen auch für die Milben, wie für die übrigen Arachnoiden, fortwährend die Termini Prosoma und Opisthosoma angewendet werden, wenn man den ganzen bei dem entwickelten Tiere gliedmassentragenden Körperteil von dem gliedmassenlosen unterscheiden will. Diese Ausdrücke sollen daher nicht etwa von jenen ersetzt, sondern neben denselben, um morphologisch verschiedenwertige Körperabteilungen zu bezeichnen, gebraucht werden. Das morphologische Wert der mit den jetzt neu eingeführten Namen bezeichneten Körperabschnitte erhellt aus der folgenden

[1] *πρότερος* = früher; vorhergehend; *ὕστερος* = später; nachkommend.

Erläuterung: Das Proterosoma umfasst ausser jenem primären Kopfabschnitt noch diejenigen Segmente des Prosoma, welche die beiden Mundgliedmassenpaare und die zwei vorderen Gangbeinpaare tragen; das Hysterosoma ist morphologisch gleichwertig mit Opisthosoma (= Mesometasoma) samt den zwei letzten, die beiden hinteren Beinpaare tragenden Segmenten [1] des Prosoma.

Am Proterosoma ist der vordere, oft als „Kopf" oder „Capitulum" bezeichnete Abschnitt bei vielen Milben recht deutlich abgesetzt und nicht selten sogar gegen den hinteren Körperteil einigermassen beweglich. Aus ähnlichen Gründen wie den soeben



Übersicht über die Körperregionen der Acariden. Figg. 1 und 2 ♀-Larve, Fig. 3 junges ♀-Prosopon von *Ped. graminum*. Figg. 1 und 3 Dorsal-, Fig. 2 Ventralansicht. Gn = Gnathosoma; Hy = Hysterosoma; Op = Opisthosoma; Pros = Prosoma; Prts = Proterosoma.

dargelegten, finde ich es wünchenswert, von den alten Benennungen Kopf, Capitulum u. s. w. Abstand zu nehmen und eine neue Bezeichnung einzuführen, die mehr im Einklang mit jenen der übrigen Körperabschnitte steht. Ich schlage deshalb vor, den betreffenden Abschnitt mit Rücksicht darauf, dass er aus dem vordersten Teil des Körpers einschliesslich den die beiden Mundgliedmassen (Cheliceren, Pedipalpen) tragenden Metameren besteht, Gnathosoma zu benennen.

[1] Obwohl die verschiedenen Segmente bei den Acariden meistens nicht äusserlich gesondert erscheinen, müssen wir dennoch den entsprechenden, die beiden hinteren Beinpaare tragenden Körperteil als zwei ursprüngliche Segmente repräsentierend auffassen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wollen wir jetzt zu einer Erörterung der Körpergliederung von *Ped. graminum* übergehen.

2. Über die Körpergliederung von Pediculopsis graminum.

Sowohl bei den Larven und Nymphen als auch bei den geschlechtsreifen Tieren oder Prosopa unserer Milbe ist das Proterosoma (Vorkörper) durch eine rings um den Körper verlaufende Querfurche recht deutlich vom Hysterosoma (Nachkörper) getrennt, und zwar ist dies namentlich mit den weiblichen Individuen der Fall. Am meisten ausgesprochen tritt diese Grenze bei den trächtigen Weibchen hervor, bei denen das ganze Hysterosoma, nicht wie bei *Pediculoides ventricosus* nur dessen hinter dem letzten Extremitätenpaar befindlicher Teil, angeschwollen ist. Das Proterosoma ist, wie ich dies an lebenden Tieren vielfach beobachten konnte, in gewissem Masse gegen das Hysterosoma beweglich, ein Charakter, der übrigens, was MICHAEL (1901, S. 51) ausdrücklich hervorgehoben hat, den meisten „softbodied Acari" zukommt. Auch das deutlich abgesetzte Gnathosoma zeigt eine beschränkte Beweglichkeit. Die morphologische Zusammensetzung dieses Abschnittes werde ich später, im Zusammenhang mit der Besprechung der Mundteile noch berühren. Es mag an dieser Stelle nur vorläufig bemerkt werden, dass die Mundteile der männlichen Larve merklich schwächer als die der weiblichen ausgebildet sind, wie auch, dass bei dem männlichen Prosopon das ganze Gnathosoma zu einem kleinen knopfförmigen Gebilde reduziert ist und von den Mundteilen mehr nur sehr verkümmerte, funktionslose Reste übrig sind.

Dorsal ist der bei weitem grösste Teil des Proterosoma von einem einheitlichen Schild, das wir als Proterosomalschild oder mit BÖRNER (1904), in Analogie mit dem Verhalten bei den *Palpigradi* und *Tartaridi* (*Schizopeltidia*, BÖRNER 1902 b), als Propeltidium bezeichnen können. Es darf wohl kaum hervorgehoben werden, dass dieser Rückenschild — von vielen Acarologen Cephalothorakalschild genannt —, weil es nicht die Segmente auch der beiden letzten Beinpaare mit umfasst, nur einem Teil des das ganze Prosoma bedeckenden, typischen grossen Arachnoiden-Carapax entspricht [1]. Auf dem genannten Rückenschild stehen bei sämtlichen postembryonalen Stadien vier Borstenpaare, deren Anordnung aus den Figg. 25, 28, 43, 49, 51 ersichtlich wird. Von diesen Borstenpaaren übertrifft das letzte, in natürlicher Lage ziemlich aufrecht stehende, namentlich bei den Prosopa, die übrigen recht bedeutend an Länge. Dass sie die Tastborsten par préférence darstellen, geht daraus hervor, dass sie während des Umherkriechens der Tiere fast unaufhörlich in vor- und rückwärts pendelnder Bewegung sich finden; auch leuchtet ohne weiteres ein, dass sie zum Ermitteln der Raumverhältnisse

[1] Auch ist der vorderste Teil des typischen Arachnoiden-Carapax abgeschnürt und geht als dorsale Wand in die Bildung des Gnathosoma ein (vgl. unten, S. 45).

zwischen dem Grashalme und der denselben umschliessenden Blattscheide sehr geeignet sind.

Die Ventralseite des Proterosoma wird zum grossen Teil von den Coxalgliedern (sog. „Epimeren") der beiden ersten Beinpaare eingenommen. Bei den Larven und Prosopa macht sich insofern eine etwas verschiedene Ausbildung dieser Glieder geltend, als bei den letzteren (wie auch bei der weiblichen Nymphe) die beiden Coxae desselben Beinpaares nicht, wie bei den Larven (Figg. 26, 27) median getrennt, sondern durch eine chitinige Stützleiste mit einander verbunden sind (Figg. 44, 50).

Das nur den weiblichen Nymphen und Prosopa zukommende, paarige, sogenannte Pseudostigmalorgan (Figg. 41—44, 52 *Ps. st.*), welches auf dem Proterosomalschild lateral hinter dem letzten, langen Borstenpaare inseriert ist, werde ich später besprechen.

Am Hysterosoma haben wir zunächst einen grossen vorderen, beintragenden Abschnitt zu unterscheiden, welcher morphologisch derselben primären Körperregion wie das Proterosoma angehört, indem er zusammen mit diesem letzteren das bei unserer Milbe sehr umfangreiche Prosoma bildet [1].

Bei den Larven (Figg. 25—28, Textfigg. 1—2) ist dieser prosomale Abschnitt des Hysterosoma von dem hinteren opisthosomalen durch eine ringsum verlaufende recht markante Querfurche getrennt und erscheint an der Ventralseite als ein einheitliches Gebilde. Dorsal zeigt er aber zwei deutlich getrennte, nach einander folgende, dünne Platten oder Schilde, von denen das vordere mit zwei in einer Querreihe stehenden, das hintere mit einem Borstenpaar besetzt ist. Diese Schilde deuten darauf hin, dass der betreffende Abschnitt aus zwei Körpersegmenten besteht. [2] Dass dem tatsächlich so ist, wird durch die ontogenetische Entwicklung der Milbe zur Evidenz bewiesen. Ich möchte zur Erläuterung dieser Frage schon hier die diesbezüglichen, später eingehender zu erörternden Befunde in aller Kürze antizipieren.

Am Embryo spriessen gleichzeitig mit den übrigen Extremitätenanlagen, die Anlagen des 4. Beinpaares (6. Gliedmassenpaares) hervor (Figg. 11, 12, 15, 16). Später werden diese schon gut ausgebildeten Anlagen rückgebildet (Figg. 18, 19 ff.), verschwinden aber nicht völlig, sondern existieren, wenn sich die übrigen Beinanlagen zu den Gangbeinpaaren der Larve entwickeln, fortwährend so zu sagen in zurückgezogenem Zustande als imaginalscheibenähnliche Gebilde hinter dem 3. larvalen Beinpaare. Aus diesem latenten Zustande spriesst bei dem Übergang der Larve zur Nymphe, bezw. zum Prosopon

[1] Dass ich bei der Besprechung der Körpergliederung von *Pediculopsis* mich nicht in erster Linie an die primären Körperregionen (Prosoma, Opisthosoma = Mesometasoma) halte, sondern von den sekundär entstandenen Abschnitten Proterosoma und Hysterosoma ausgehe, geschieht aus rein praktischen Gründen, denn bei den Prosopa dieser Milbe, wie auch bei der Mehrzahl der übrigen Acariden, kommt nur diese letztere Gliederung des Körpers zum Vorschein oder tritt doch am meisten ausgeprägt auf.

[2] Recht bemerkenswert ist der Umstand, dass nach Henking (1882, S. 624, 632—633 u. Fig. 31, Taf. XXXV) bei der Larve von *Trombidium fuliginosum* der entsprechende Körperabschnitt, welcher hier auch dorsal als einheitliches Stück erscheint, indem keine gesonderten Rückenschilde mehr zu bemerken sind, dennoch eine durchaus übereinstimmende Anordnung der betreffenden Borsten zeigt, was von Henking als Zeichen, dass dieser Abschnitt aus zwei Segmenten hervorgegangen ist, gedeutet wird, eine Deutung, die durch das Verhalten der Rückenmuskulatur noch wahrscheinlicher wird.

(beim Männchen, das kein freies Nymphenstadium besitzt) das 4. Beinpaar wieder und zwar dicht hinter dem 3. Beinpaare, zwischen diesem und der hinteren Grenzfurche des Prosoma, hervor (Figg. 32, 33). Hieraus geht also unzweideutig hervor, dass der fragliche Körperabschnitt der Larve tatsächlich die beiden hinteren Beinpaare in sich enthält — wenn auch das hinterste sich temporär in rückgebildetem Zustande befindet — und dementsprechend aus den zwei hintersten prosomalen Körpersegmenten zusammengesetzt ist [1]. Im Einklang hiermit dürften wir berechtigt sein, jene beiden dorsalen Schilde als die Tergite dieser Segmente zu deuten.

Auffallend ist namentlich bei der männlichen Larve (Fig. 27) die distale Lage des einzigen hysterosomalen Beinpaares, was auf den ersten Anblick die Vermutung erwecken könnte, als würde das Beinpaar dem Segmente des hinteren der genannten beiden Tergite zugehören. Dass dies dennoch nicht der Fall ist, geht ohne weiteres aus dem soeben Gesagten hervor. Es handelt sich hier offenbar lediglich um eine ursprünglich von der Rückbildung des vierten Beinpaares bedingte Anpassungserscheinung, um eine Verschiebung des Beinpaares nach hinten [2] zum besseren Erhalten des Gleichgewichts des larvalen Nachkörpers. Vielleicht steht eben in kausalem Zusammenhang hiermit sowie ferner mit dem Streben, eine grössere Festigkeit zu gewinnen, der Umstand, dass diese beiden Segmente vor allem ventral zu einem einheitlichen Abschnitt zusammengeschmolzen sind. Die bei so vielen anderen Milbenlarven auftretende ähnliche Erscheinung dürfte auf denselben Grund zurückzuführen sein.

Bei den weiblichen Nymphen und Prosopa von *Ped. graminum* trägt der jetzt besprochene prosomale Abschnitt des Hysterosoma noch zwei deutlich getrennte Tergite (Fig. 43, Textfig. 3) bei dem männlichen Prosopon (Fig. 49) dagegen ist er auch dorsal von einem einheitlichen Schild bedeckt und das hintere Borstenpaar ist verschwunden. Bei der Nymphe und dem ♀-Prosopon sind die beiden hinteren Coxae median verschmolzen, bei dem männlichen Prosopon ist dies nur mit denen des 4. Beinpaares der Fall.

Hinter diesem prosomalen Teil des Hysterosoma fängt das extremitätenlose Opisthosoma an, welches bei unserer Milbe im Vergleich mit dem sehr umfangreichen Prosoma einen recht bescheidenen Teil des Gesamtkörpers ausmacht.

Bei den Larven (Figg. 25—28, Textfigg. 1—2) ist das Opisthosoma nicht nur durch jene Querfurche vom Prosoma getrennt, sondern zudem gegen dieses in noch höherem Masse, als das Proterosoma gegen das Hysterosoma, beweglich. Nicht selten nimmt das Opisthosoma sogar eine ventral gegen das Prosoma mehr oder weniger geneigte Stellung ein, wodurch der Gegensatz zwischen diesen beiden, morphologisch verschiedenen Körperregionen, noch mehr hervorgehoben wird. Zu vorderst ist am Opisthosoma ein ziemlich breiter, auch am Hinterrande von einer rings um verlaufenden Quer-

[1] Ich komme hier also zu ganz demselben Schluss, wie Henking (1882, S. 633) beim Vergleich der Larve und Nymphe von *Trombidium fuliginosum*.

[2] Eine ähnliche Verschiebung des dritten Beinpaares findet in sehr ausgeprägter Weise u. A. auch bei den Krätzmilben statt, was Fürstenberg (1861, S. 173) zu der irrtümlichen Auffassung geführt hat, als wäre das dritte „Thoraxsegment" extremitätenlos, während das vierte „Thoraxsegment" bei den Nymphen und Prosopa zwei (sic!) Extremitätenpaare (3. und 4. Beinpaar) trüge!

furche begrenzter Abschnitt zu bemerken, welcher dorsal ein Borstenpaar trägt und seinem ganzen Charakter nach ein Körpersegment darstellt. Der hinter diesem, wohl als erstes Opisthosomalsegment zu bezeichnenden Körperring befindliche Teil, der ebenfalls etwas beweglich ist, weist in den verschiedenen Geschlechtern inbezug auf die Gliederung und Gestalt eine merkbare Verschiedenheit auf. Bei den weiblichen Larven (Figg. 25—26, Textfigg. 1—2) zeigt dieser Teil dorsal eine Segmentierung, indem wir hier zunächst einen vorderen, grösseren und einen hinteren, kleineren Abschnitt bemerken, welche beide je mit einem lateralen Borstenpaar ausgerüstet sind; ventral dagegen kommt keine entsprechende Gliederung vor. Dann folgt noch ein kleiner, meistens nur ventral sichtbarer, nach hinten verjüngter, am Ende abgestutzter und in der Mitte etwas ausgeschweifter Abschnitt, welcher von dem vorhergehenden Teile nur schwach abgesetzt ist und mit dem das Opisthosoma abgeschlossen wird; auf diesem letzten Endabschnitt stehen drei kleine Borstenpaare, von denen das äusserste am wenigsten, das mittlere am stärksten ausgebildet ist. Bei den männlichen Larven (Figg. 27—28) stellt jener hinter dem ersten Opisthosomalsegment folgender Endteil einen auch dorsal ungegliederten, nach hinten verjüngten, etwa stumpf kegelförmigen einheitlichen Abschnitt dar, an dem proximal ein mässig grosses, dann ein langes, sanft gebogenes und schliesslich drei kleine Borstenpaare vorhanden sind, welche sämtlich in jeder Beziehung mit den entsprechenden der weiblichen Larve so sehr übereinstimmen, dass an eine Homologie derselben nicht zu zweifeln ist. Hieraus lässt sich ungezwungen folgern, dass dieser Abschnitt aus denselben Teilen wie bei der weiblichen Larve zusammengesetzt wird, was ja schon a priori anzunehmen ist.

Es ist eine auffallende, von verschiedenen Forschern bemerkte Tatsache, dass die dorsalen Borsten vieler Milben, und zwar namentlich ihrer Larven, wenn sie in beschränkter Anzahl auftreten, eine überaus regelmässige Anordnung zeigen, die bei zu ganz verschiedenen Familien angehörigen Gattungen oft eine nicht zu verkennende prinzipielle Übereinstimmung aufweist. Von ganz besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Mitteilung Henking's (1882, S. 623 624, 632—633. 656) über die dorsale Beborstung der Larve von *Trombidium fuliginosum*, bei welcher zwölf quere Borstenreihen und zwar sechs cephalothorakale (prosomale) und ebenfalls sechs abdominale (opisthosomale) vorkommen. Aus einem Vergleich der Anordnung dieser Borstenreihen mit der angedeuteten Körpergliederung der Larve, wobei auch das Verhalten der Rückenmuskulatur berücksichtigt wurde, kommt er zu dem Schlusse, dass jede dieser Borstenreihen einem besonderen ursprünglichen Körpersegment angehört, und dass man aus der regelmässigen Anordnung der Rückenborsten der Larve [1] auf die wirkliche Anzahl der ursprünglichen Segmente schliessen kann, wonach also „sowohl Cephalothorax [Prosoma] als auch das Abdomen [Opisthosoma] ursprünglich aus je sechs Segmenten bestand" (l. c., p. 656). Auch Trägårdh (1900, S. 12—13) macht auf die regelmässige Anordnung der Rückenborste einer *Bdella*-Larve (*Bdella arctica* Thor.?) aufmerksam

[1] Bei der Nymphe und dem Prosopon von *Tr. fuliginosum* sind dagegen von diesen Borsten, wie überhaupt von einer Gliederung keine Spuren mehr vorhanden.

und findet in genannter Hinsicht eine gewisse Übereinstimmung zwischen dieser Larve und derjenigen von *Trombidium fuliginosum.* „Dies Verhältnis", setzt er fort, „weist auf eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Borsten bei den Acaridenlarven hin und scheint somit für die Richtigkeit der Auffassung HENKING's zu sprechen, welcher bei der Beurteilung der Ursegmentenzahl der Acariden auf die Anordnung der Borstenreihen grosses Gewicht legt". Die Auffassung HENKING's findet noch eine weitere Stütze dadurch, dass auch die Larven von *Ped. graminum,* und zwar namentlich die weibliche, wie wir soeben gesehen haben, eine deutlich segmentale Anordnung der Rückenborstenpaare zeigt [1].

Im Lichte dieser Auffassung nun gewinnen, denke ich, die drei kleinen Borstenpaare ganz am Ende des Opisthosoma der *Pediculopsis*-Larve ein besonderes Interesse. Es dürfte vielleicht nicht zu gewagt sein, die Supposition zu machen, dass auch diese Borstenpaare ursprünglich segmental angeordnet waren, dass sie phylogenetisch je einem ursprünglich gesonderten Körpersegment angehörten, welche drei Segmente infolge einer starken, auch die Grösse der Borsten selbst beeinflussenden Reduktion und Kompression dieses hintersten Körperteiles, zum grössten Teil rückgebildet worden und mit einander verschmolzen sind. Diese Supposition gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit durch den Vorgang der embryonalen Entwicklung unserer Milbe; es zeigt sich nämlich, dass in einer gewissen Phase dieser Entwicklung gerade der hinterste Körperteil des Embryo eine merkliche Verkürzung und Zusammendrängung und zugleich eine etwas ventrale Verschiebung erfährt. Hierdurch wird auch die schon oben hervorgehobene, vorwiegend ventrale Lage dieses kleinen hintersten Endabschnittes erklärlich [2].

Ist diese Deutung jener drei kleinen Borstenpaar als Reste ursprünglich segmental angeordneter Rückenborsten richtig, so ergibt sich zwischen den Larven von *Ped. graminum* und *Trombidium fuliginosum* eine vollständige Übereinstimmung inbezug auf die Anzahl der dorsalen Borstenreihen, indem wir auch bei jener Milbe zwölf Borstenreihen, bezw. hinter einander stehende Borstenpaare, zu unterscheiden haben, von denen sechs dem Prosoma [3] und sechs dem Opisthosoma angehören.

Bei der (weiblichen) Nymphe und den Prosopa hat das Opisthosoma seine bei der Larve ausgesprochene Beweglichkeit gegen das Prosoma eingebüsst und ist mit diesem in innige Verbindung getreten, bewährt jedoch bei der Nymphe insofern noch eine gewisse Selbständigkeit, als seine vordere Grenze durch eine ringsum verlaufende, also auch ventral sichtbare, Querlinie markiert wird. Bei der Nymphe sind ferner die zwei

[1] Interessant ist auch die Bemerkung Miss RUCKER's (1903, S. 414) betreffs der Beborstung des Carapax von *Koenenia:* „among the oldest phylogenetically and most permanent, since it appears in the young est and oldest stages, is the segmental arrangement of the fixed number of setae on the cephalo-thoracic carapace".

[2] Auch bei der Larve von *Trombidium fuliginosum* hat eine ähnliche ventrale Verschiebung stattgefunden (vgl. HENKING, 1882, S. 624, Taf XXXV, Fig 32).

[3] Die beiden vordersten prosomalen Borstenpaare gehören den Segmenten der Cheliceren und Pedipalpen an. Dass sie auf dem Proterosomalschild und nicht auf dem Gnathosoma gelegen sind, welcher letztere Abschnitt die genannten Mundgliedmassen enthält, beruht darauf, dass die Dorsalteile der betreffenden Segmente überhaupt nicht in der Wandung des Gnathosoma einbegriffen sind. Vgl. unten, S. 31, Fussnote 1.

ersten opisthosomalen Tergite noch gesondert vorhanden, wogegen das dritte Tergit in den dahinten liegenden kleinen Endabschnitt übergeht. Dieses Endabschnitt selbst ist bis auf zwei fast unsichtbare warzenförmige Erhabenheiten, an denen die drei kleinen Borstenpaare stehen, rückgebildet worden. An der Bauchseite ist die bei der Larve recht deutliche Querfurche zwischen dem 1. und 2. opisthosomalen Segment verschwunden. Bei dem weiblichen Prosopon ist die Tendenz zur Konzentrierung noch weiter geschritten, indem hier einerseits die ventrale Grenzlinie selbst zwischen dem Prosoma und Opisthosoma verloren gegangen ist, wodurch das Opisthosoma als direkte einheitliche Fortsetzung des Prosoma erscheint, andererseits jene noch bei der Nymphe vorkommenden warzenförmigen Erhabenheiten, die wir als die letzten Rudimente dreier hintersten opisthosomalen Segmente gedeutet haben, ausgeglichen worden sind, und ihr ehemaliges Vorkommen nur noch durch die drei Borstenpaare erkenntlich wird, von denen eines eine mässige Entwicklung erlangt, während die beiden übrigen zu überaus winzigen Gebilden rückgebildet worden sind (Fig. 44) Dorsal unterscheidet sich das ♀-Prosopon (Fig. 43) von der Nymphe nur durch eine bedeutend längere Ausbildung der Borstenpaare. Bei dem ♂-Prosopon (Figg. 49—51), dessen ganze Körper eine hochgradige Konzentration aufweist, hat das Opisthosoma eine noch weiter gehende Reduktion als beim Weibchen erfahren. Hier ist das 1. opisthosomale Segment, welches dorsal durch eine Querlinie vom Prosoma abgegrenzt wird, nach hinten recht stark verjüngt und auf dem Rücken abschüssig, während der ganze übrige Teil des Opisthosoma an der Bildung des kegelförmigen, die männlichen Genitalien einschliessenden und hinten von einer kragenförmigen Membran umgebenen Endabschnittes teilnimmt; von den dorsalen Borstenpaaren des Opisthosoma sind nur noch zwei vorhanden.

Es mag am Schlusse in diesem Zusammenhang noch erwähnt werden, dass die weibliche Genitalöffnung, soweit ich dies durch vergleichende Untersuchung mit den früheren postembryonalen Stadien (Larve und Nymphe) inbezug auf die Lage desjenigen Teiles der inneren Geschlechtsorgane, welcher der künftigen Geschlechtsöffnung entspricht, habe ermitteln können, dem 2. opisthosomalen Segment zugehört. Bei den Männchen sind die Verhältnisse wegen der schon bei der Larve eingetretenen Verschmelzung aller opisthosomalen Segmente, mit Ausnahme des ersten, so verwischt geworden, dass die genaue Feststellung der Lage der Geschlechtsöffnung hier unmöglich wird. — Eine Analöffnung fehlt unserer Milbe durchaus. Die in gewissen embryonalen Stadien zum Vorschein kommende aborale Öffnung stellt auch keine Analöffnung, sondern, wie wir dies weiter unten sehen werden, einen Exkretionsporus dar.

Ich habe etwas weitläufig die Körpergliederung unserer Milbe behandelt, und zwar aus zwei Gründen. Einerseits ist die Frage nach der Segmentierung des Milbenkörpers noch sehr umstritten, weshalb sie fortwährend aktuelles Interesse beanspruchen dürfte. Andererseits ist eine recht eingehende Untersuchung der betreffenden Verhältnisse vonnöten, um Anhaltspunkte für eine morphologische Beurteilung dieser Gliederung zu gewinnen und zugleich einen Vergleich mit der Segmentierung der übrigen Arachnoiden zu ermöglichen. Für einen solchen Vergleich, der überhaupt sehr wünschens-

wert sein dürfte, ist zwar noch die Untersuchung der embryonalen Segmentierung von grossem Gewicht. Ich möchte aber schon hier antizipieren, dass auch die embryonalen Befunde an *Ped. graminum* geeignet sind, die oben dargelegte Auffassung zu bestätigen.

3. Die Körpergliederung der Acariden im Vergleich mit derjenigen der übrigen Arachnoiden.

Im folgenden wollen wir, von den Befunden an *Ped. graminum* ausgehend, zu der schon eingangs kurz erörterten Frage von der Gliederung des Milbenkörpers zurückkommen und einen Versuch machen, die diesbezüglichen Verhältnisse der Acariden in Einklang mit den entsprechenden der übrigen Arachnoiden zu bringen.

Wenden wir zuerst unsere Aufmerksamkeit dem Prosoma zu. Bei unserer Milbe zeigt diese Körperregion eine Gliederung in verschiedene Abschnitte. Wir haben ein deutlich getrenntes Proterosoma und an diesem ein gesondertes Gnathosoma zu unterscheiden, ferner ist auch auf dem hysterosomalen Teil des Prosoma dorsal eine Andeutung von einer Gliederung (getrennte Rückenschilde) zu bemerken.

Was nun zunächst das Gnathosoma betrifft, so handelt es sich hier offenbar um eine erst innerhalb der Acariden entstandene Abschnürung, also, wie dies u. A. WEISSENBORN (1887, S. 73) und LANG (1888, S. 531) hervorgehoben haben, um eine sekundär erworbene Erscheinung „welche durch die Umbildung der Mundteile veranlasst wurde" (WEISSENBORN, l. c.).

Zur Beurteilung der Frage nach dem morphologischen Wert der Querfurche, welche das Proterosoma von dem Hysterosoma trennt, mögen die folgenden Bemerkungen dienen. CLAPARÈDE (1869, S. 492) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Tyroglyphus siro* (und *T. longior*) zu der Zeit, wo „die Maxillen an die Seite der Mandibeln" gelangen, „sich das Vorderende des Embryo durch drei Furchen" gliedert. „Die drei auf diese Weise differenzirten Segmente", setzt er fort, „sind offenbar Thoraxsegmente, denn es entspricht ein jedes derselben einem Fusspaare. Dieses ursprüngliche Auftreten von drei Brustsegmenten ist um so bemerkenswerther, als beim ausgebildeten Thiere nur noch eine einzige Furche am Leibe und zwar zwischen dem zweiten und dritten Fusspaare bemerkbar bleibt". Bei eintretender Häutung der ausgeschlüpften Larve tritt die inzwischen „verschwundene Eintheilung des Thorax in drei Segmente an dem weichen Thiere wieder hervor" (op. cit., p. 493). Auch bei dem Embryo von *Rhizoglyphus echinopus* FUM. & ROB. (*Hypopus Dujardinii* CLAP.) hat derselbe Verfasser die gleiche Beobachtung gemacht (vgl. op. cit., p. 500).

An jungen Embryonen von *Ped. graminum* habe ich ein entsprechendes Verhältnis konstatieren können [1]. Zwar liessen sich hier durch eine Untersuchung des Tie-

[1] Die betreffenden Segmente werden jedoch von mir nicht als „Thorax"-Segmente aufgefasst.

res in toto kaum merkbare äussere Segmentfurchen feststellen, an Längsschnitten konnte aber eine unzweideutige Körpersegmentierung wahrgenommen werden, und zwar konnten namentlich diejenigen Segmente, welche das 4. und 5. Gliedmassenpaar, d. h. das 2. und 3. künftige Beinpaar tragen, als solche erkannt werden. In der weiteren Entwicklung wird von den soeben genannten Segmentgrenzen zuerst die vorderste, d. h. die zwischen dem 1. und 2. künftigen Gangbeinpaar gelegene, verwischt, wodurch der betreffende Körperteil bei der ausgeschlüpften Larve (wie auch bei der Nymphe und den Prosopa) als ein einheitlicher Abschnitt erscheint, der dorsal von einem ungeteilten Schilde (Proterosomalschild, Propeltidium), das die verschmolzenen Tergite der vier ersten extremitätentragenden Segmente repräsentieren dürfte, bedeckt wird [1]. Dagegen tritt sogleich, wenn der Embryonalkörper mit einer Chitinhaut umgeben wird, zwischen dem 2. und 3. Beinpaar, und zwar an einer Stelle, die der betreffenden embryonalen Segmentgrenze entspricht, eine markante Querlinie auf, die bei sämtlichen postembryonalen Entwicklungsstadien eben als jene das Proterosoma und Hysterosoma von einander trennende Querfurche persistiert. Die Beziehung dieser Querlinie zu der embryonalen Segmentgrenze ist zu auffallend, als dass wir füglich von einem organischen Zusammenhang zwischen beiden absehen könnten. Es dürfte mit Rücksicht hierauf, zudem meine Befunde mit jenen Claparède's ganz übereinstimmen, nicht zu gewagt sein, die betreffende Querfurche auf eine ursprüngliche, embryonale Segmentlinie zurückzuführen. Dass auch bei anderen Acariden, deren Körper überhaupt eine Gliederung in Proterosoma und Hysterosoma erkennen lässt, die an derselben Stelle auftretende Querfurche oder Querlinie — denn vielfach erscheint sie nur als eine solche — mit derjenigen der jetzt besprochenen Milben gleichwertig ist, dürften wir wohl unbedenklich annehmen können [2]. — Aus ähnlichen Gründen wie für diese Querfurche dürfte auch diejenige Querlinie, welche bei *Ped. graminum* den hysterosomalen Teil des Prosoma dorsal in zwei Abschnitte teilt, in Beziehung zu einer embryonalen Segmentallinie zu bringen sein.

Die hier vertretene Auffassung steht nun scheinbar im Widerspruch mit derjenigen einiger neuerer Autoren. Ich sehe hier ganz von denjenigen Forschern ab, welche den Acariden überhaupt jede Körpergliederung absprechen wollen. Es wird zunächst die von Pocock (1893 a, S. 14), Börner (1902 a, S. 459) u. A. vertretene Ansicht gemeint, nach welcher das das Prosoma bedeckende, ungeteilte, grosse Rückenschild oder Carapax der Cheliceraten „bereits ein Character der Stammformen der gesammten Reihe gewesen zu sein“ scheint, wonach also die in einigen Arachnoiden-Gruppen auftretende „Gliederung des Carapax der Cheliceraten-Formen als eine secundäre aufzufassen“

[1] Dass dieses Schild nicht auch das Gnathosoma dorsal bedeckt, was zu erwarten wäre, wenn einmal die Tergite der betreffenden zwei ersten gliedmassentragenden Segmente mit in der Zusammensetzung des genannten Schildes aufgehen, ist einerseits auf die während der embryonalen Entwicklung nach vorn stattfindende Verlagerung der Mundgliedmassen, andererseits eben auf die sekundär eingetretene Abschnürung des Gnathosoma zurückzuführen. Eine Zusammensetzung aus vier Tergiten wird auch durch das Vorhandensein von vier Borstenpaaren angedeutet (vgl. oben, S. 28).

[2] Von einigen Autoren, wie Kramer (1882 a, S. 178, 179; 1882 b, S. 183), ist diese Querlinie „Segmentallinie“ benannt.

ist (BÖRNER, l. c.). Obwohl diese Aussprüche sich zunächst auf andere Arachnoiden (POCOCK: *Schizonotus* = *Schizomus* COOK 1899, vgl. auch HANSEN & SÖRENSEN 1905; BÖRNER: *Palpigradi*, *Tartaridae*, *Solifugae* [1]) beziehen, haben sie dennoch, wenn ihre Gültigkeit für sämtliche Arachnoiden, bezw. Cheliceraten proklamiert worden ist, auch auf die Acariden Bezug. Daraus folgt, dass die bei so vielen Milben auftretende Querfurche (bezw. Querlinie) zwischen dem Proterosoma und Hysterosoma, welche eine Gliederung des Carapax bewirkt, sekundär entstanden sei [2]. Dasselbe gilt natürlich auch für die bei *Ped. graminum* und einigen anderen Milben vorkommende Gliederung des hysterosomalen Teiles des Carapax (vgl. oben!). Wie lässt sich nun diese Auffassung mit meiner obigen Darstellung, nach welcher jene Querfurche auf eine embryonale Segmentallinie zurückzuführen ist, in Einklang bringen?

Auch unter der Voraussetzung, dass schon bei den Stammformen der gesamten Cheliceraten das Prosoma von einem einzigen grossen Carapax bedeckt war (vgl. S. 31) dürften wir dennoch mit Recht annehmen, dass diese Stammformen doch ursprünglich von Formen mit auch dorsal gegliedertem Prosoma hervorgegangen sind. Von recht grossem Interesse ist nun die Beobachtung BALBIANI's (1872, S. 9—11, Pl. I, Fig. 6), dass bei *Phalangium* in einem gewissen Embryonalstadium eine markante dorsale Segmentierung des Prosoma zum Vorschein kommt, sowie dass diese Segmente „ne se confondent entre eux que pendant la dernière période de l'évolution" (op. cit., p. 11). Hier tritt also die betreffende Segmentierung noch deutlicher als in jenen von CLAPARÈDE und mir beobachteten Fällen hervor.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese in verschiedenen Arachnoidengruppen bemerkte embryonale Segmentierung auf ein recht zähes Festhalten eines primitiven Charakters hindeutet. Mit Rücksicht hierauf erscheint es wenig überraschend, wenn unter den Arachnoiden hie und da Formen auftreten, bei denen dieser ursprüngliche Charakter, der sonst bei den entwickelten Tieren verloren gegangen ist, sich aber hier noch embryonal beibehalten hat, unter Umständen auch in den postembryonalen Stadien teilweise wieder zum Durchbruch gelangt. Bemerkenswert ist nun ferner der Umstand, dass diese Gliederung des Carapax vorwiegend gerade bei Formen mit verhältnismässig zarter Chitinbedeckung auftritt [3]. Es liegt nämlich auf der Hand anzunehmen, dass ein solcher Durchbruch am ehesten eben bei weichhäutigen Formen zu Stande kommen würde.

Die jetzt hervorgeführte Deutung betreffs der Gliederung des Acariden-Carapax [4]

[1] Nach BÖRNER (op. cit., p. 462) hat jedoch die sekundäre Gliederung des Carapax bei *Koenenia* und *Schizonotus* etc. nichts mit derjenigen bei den *Solifugae* zu tun. Andererseits betrachtet CARPENTER (1903, S. 340) die prosomale Gliederung der Solifugen und der *Palpigradi* als einen primitiven Charakter.

[2] Auch SCHIMKEWITSCH (1884 a, S. 28) betrachtet die genannte Querfurche als eine sekundäre Erscheinung.

[3] Bei so dick chitinisierten Acariden, wie den Oribatiden, sind die Larven, welche ja zuerst jene Gliederung aufweisen, bekanntlich recht weichhäutig.

[4] Ob diese Deutung auch für die Gliederung des Carapax der *Palpigradi* und *Tartaridi* Gültigkeit hat, darüber wage ich mich nicht auszusprechen. Vielleicht hat sie eher auf die Gliederung des Solifugen-Carapax Bezug. Im Gegensatz zu der früher allgemein herrschenden Ansicht macht sich nämlich in letzter Zeit, so neuerdings bei HEYMONS (1905, S. 435), die Auffassung geltend, dass die Abgliederung dreier freier prosomaler Segmente (sogenannter „Thoraxsegmente") bei den Solifugen eine sekundäre Eigentümlichkeit darstellt.

scheint mir den scheinbaren Widerspruch zwischen der von den oben genannten Autoren und der von mir vertretenen Auffassung auszugleichen. Durch dieselbe wird einerseits die Ansicht aufrecht gehalten, dass die betreffende Gliederung eine sekundäre Erscheinung darstellt, andererseits wird aber diese Gliederung doch zu einer embryonalen und, durch diese vermittelt, in letzter Instanz zu einer phylogenetisch ursprünglichen Körpersegmentierung in Beziehung gebracht, oder, kurz gesagt, gewissermassen auf das Wiederauftreten eines latent gewordenen ursprünglichen Charakters zurückgeführt

Was nun die Anzahl der ursprünglichen Metameren betrifft, von denen das Prosoma zusammengesetzt wird, so haben wir zunächst die sechs extremitätentragenden Segmente zu bemerken, — deren Vorhandensein ausser durch die Extremitäten selbst noch durch die sechs prosomalen Rückenborstenpaare angedeutet wird (vgl. oben, S. 28) —, zu welchen noch ein prächelicerer extremitätenloser Abschnitt kommt, der dem embryonalen „Kopflappen" („Scheitellappen") entspricht. Dieser Kopflappen, Protocephalon HEYMONS' (1901), den wir auch als Protoprosoma[1] bezeichnen könnten, ist bei unserer Milbe, ganz in Übereinstimmung mit dem Verhalten der übrigen Arachnoiden, von ziemlich beträchtlicher Grösse, was uns im Anschluss an die Auseinandersetzung HEYMONS' (1901, S. 138 ff.) vermuten lässt, dass er nicht das Acron allein darstellt. Vielmehr deuten in der Tat die Befunde an einem gewissen embryonalen Stadium von *Ped. graminum* — zu denen wir später, in der ontogenetischen Abteilung vorliegender Arbeit, noch zurückkommen werden — darauf hin, dass der fragliche Körperabschnitt aus dem Acron (sensu HEYMONS', nec JANET's 1898) und einem Metamer zusammengesetzt ist. Dies steht nun in vollem Einklang mit der Auffassung HEYMONS', nach welcher das Prosoma der Cheliceraten sich aus dem Acron und sieben Metameren zusammenfügt (op. cit., p. 141, 143)[2].

Im Gegensatz zu dem Prosoma mit seiner zumeist einheitlichen Carapax weist bei den verschiedenen Cheliceraten-Abteilungen das Opisthosoma bekanntlich auch dorsal eine ursprüngliche Segmentierung auf[3]. Mit Rücksicht hierauf liegt es auf der Hand anzunehmen, dass, wenn bei den Acariden eine opisthosomale Gliederung[4] — nicht etwa ein blosser Zerfall des Chitinpanzers in Platten — auftritt, dieselbe auch hier, im Gegensatz zu dem oben geschilderten Verhalten des prosomalen Carapax, einen wirklich ursprünglichen Charakter darstellt. Diese Annahme wird um so wahrscheinlicher durch den bemerkenswerten Umstand, dass diese Gliederung, wo sie bei irgend welcher Mil-

---

[1] Nicht mit dem Protosoma HAECKEL's (1896) gleichwertig; vgl. oben, S. 21 Fussnote 2.

[2] Dagegen soll nach STSCHELKANOVTZEFF (1903, S. 333) bei *Chernes* das Prosoma (Cephalothorax) aus nicht weniger als 9 Segmenten bestehen, wobei er es unentschieden lässt, „ob eine Abtheilung vorhanden ist, die dem Acron von HEYMONS entspricht".

[3] In mehreren Fällen sind bekanntlich jedoch gewisse ursprünglich vorhandene Segmente rückgebildet worden.

[4] Eine Gliederung des Opisthosoma kommt in verschiedenen Acaridenfamilien vor Eine embryonale Segmentierung dieser Körperregion hat MICHAEL (1880) bei Oribatiden, WAGNER (1895, S. 149) bei *Ixodes* und BRUCKER (1900, S. 407) bei *Pediculoides* beobachtet. Eine mehr oder weniger deutliche opisthosomale Gliederung weisen ferner die Larven, bezw. auch die Nymphen und geschlechtsreifen Tiere verschiedener anderer Milbenarten auf. Vergl. die oben, S. 18 Fussnote 1, angeführten Litteraturangaben.

benart auftritt, in der Regel bei der Larve am meisten markant zum Vorschein kommt, und noch mehr durch die Tatsache, dass mehrere Arten überhaupt nur im Larvenstadium eine Gliederung zeigen, während in den späteren Entwicklungszuständen keine Spuren mehr davon vorhanden sind. Und die Wahrscheinlichkeit wird zur Gewissheit gesteigert, wenn wir die Gliederung der Larve auf eine embryonale Segmentierung zurückzuführen imstande sind. Ich kann demnach die Ansicht derjenigen Autoren (vgl. oben, S 18) nicht gutheissen, die den Acariden jede wahre Segmentierung absprechen wollen [1]. Um Missverständnissen vorzubeugen, will ich ausdrücklich hervorheben, dass die Beurteilung der Gliederung des Milbenkörpers mit einer embryologischen Untersuchung verknüpft werden muss, um sichere Aufschlüsse namentlich über die wahre Zahl der in das Opisthosoma eingehenden Segmente gewinnen zu können, eine Bemerkung, die schon WEISSENBORN (1887, S. 73) ausgesprochen hat.

Kehren wir nach diesen allgemeinen Bemerkungen zu *Ped. graminum* zurück. Es mag nun zunächst daran erinnert werden, dass das Opisthosoma der weiblichen Larve dorsal drei markante Segmentlinien aufweist, wodurch drei von einander deutlich getrennte Segmente zum Vorschein kommen, von denen namentlich das erste (auch bei der ♂-Larve) sehr gut ausgebildet und gegen die Nachbarsegmente beweglich ist. Aus oben (S. 28) angeführten Gründen erscheint es ferner sehr wahrscheinlich, dass in die Bildung des Endabschnittes des Opisthosoma unserer Milbe ebenfalls drei Segmente eingehen. Wir sahen, dass die opisthosomale Gliederung bei der Nymphe und dem (weiblichen) Prosopon sukzessive immer mehr rückgebildet, bezw. weniger prägnant wurde (S. 28—29). Deutet schon dieser Umstand, in Übereinstimmung mit der oben ausgesprochenen Auffassung, darauf hin, dass die Larve, und zwar namentlich die weibliche, in genannter Hinsicht einen verhältnismässig ursprünglichen Charakter bewahrt hat, so gewinnt diese Auffassung an Wahrscheinlichkeit durch die Tatsache, dass am Opisthosoma auch eine embryonale Segmentierung zum Vorschein kommt. Zwar tritt diese Segmentierung bei *Ped. graminum* nicht so deutlich wie nach BRUCKER (1900, S. 406, Taf. XX, Fig. 40) bei der nahe verwandten *Pediculoides ventricosus* auf, bei welcher Art er ebenfalls sechs opisthosomale Segmente zählt, es liegt aber auf der Hand anzunehmen, dass diese embryonalen Segmente gerade den sechs Segmenten entsprechen, welche wir aus anderen Gründen dem Opisthosoma der weiblichen Larve zuerkennen wollten. Ein wichtiges Kriterium bildet ferner der Umstand, dass gerade die hintersten dieser Segmente, welche im Laufe der embryonalen Entwicklung nachweisbar eine Kompression erfahren, wie wir dies oben gesehen haben, bei der Larve eine ganz entsprechende Reduktion aufweisen, eine Reduktion, welche bei den darauf folgenden Entwicklungsständen immer weiter gegangen ist. Diese Tatsache scheint mir von hervorragender prinzipieller Bedeutung zu sein, denn sie beweist, dass hier eine Verkürzung des Körpers auf

[1] Insofern weicht jedoch die Segmentierung der Milben von dem normalen Typus ab, als sie meistens, aber nicht immer, ventral nicht zum Vorschein kommt.

Kosten der hintersten opisthosomalen Segmente zustande kommt [1], während dagegen die vorderen und zwar namentlich das vorderste nicht oder doch in verhältnismässig geringem Masse von der Reduktion getroffen worden sind, sowie ferner dass diese vordersten opisthosomalen Segmente des (weiblichen) Larvenkörpers auch morphologisch je die ursprünglichen ersten Segmente des Opisthosoma darstellen. Von ganz besonderem Interesse ist noch der schon vorher hervorgehobene Umstand, dass die weibliche Genitalöffnung sich auf dem zweiten Opisthosomalsegment befindet, also auf demselben Segment, wie nach den neuesten Untersuchungen [2] ursprünglich bei den verschiedenen Arachnoidengruppen überhaupt. Dass die ziemlich ausgesprochene Körpergliederung mit dieser auffallenden Übereinstimmung mit anderen Arachnoiden zusammenfällt, ist wohl keine blosse Zufälligkeit, vielmehr kann der Gedanke kaum zurückgewiesen werden, dass sich hierin tatsächlich ein primitives Verhalten kundgibt.

Die Genitalöffnung nimmt bekanntlich bei den Acariden eine wechselnde Lage ein. In einigen Gruppen (z. B. *Tetranychinae*) hat sie annähernd die gleiche Lage wie bei *Ped. graminum*-♀, ohne dass es vorläufig genau festgestellt worden ist, welchem Segment sie tatsächlich angehört [3]. In anderen Gruppen (wie *Tyroglyphinae, Ixodidae, Gamasidae* u. a. m.) hat sie eine mehr oder weniger weit vorgerückte Lage, zwischen den Coxen des 4.—1. Beinpaares. Zuweilen kommt innerhalb einer und derselben Gruppe *(Hydrachnidae)* sowohl eine hintere als auch eine vorgerückte Lage vor [4]. In einigen Fällen steht die Genitalöffnung anscheinend noch weiter hinten als bei *Ped. graminum*-♀.

Die Frage, welche Lage der Geschlechtsöffnung unter den Acariden als die ursprünglichste anzusehen ist, scheint von verschiedenen Autoren verschieden beurteilt worden zu sein. Wenn man, wie Nalepa (1885, S. 130) und Kennel (1891, S. 33), von einer Verschiebung der Genitalöffnung nach vorn spricht, so wird wohl durch diesen Ausdruck angegeben, dass die vorgerückte Lage als eine sekundäre aufgefasst wird Auch von Oudemans (1904, S. 95) wird „the situation of the genital openings behind the 4:th pair of legs“ als ein primitiver Charakter angesehen. Im Gegensatz hierzu steht die Auffassung Börner's (1904, S. 155—156), nach welcher in seiner Subsectio Cryptoperculata,

[1] Dies steht im Widerspruch mit dem Anspruch Wagner's (1895, S. 149): „das Abdomen der Acarinen zerfällt in der Embryonalperiode in eine grössere Anzahl Segmente; später verringert sich die Anzahl der Segmente durch Verschmelzung, nicht aber durch unvollkommene Entwickelung“, indem bei *Pediculopsis* gerade eine unvollkommene Entwicklung der drei hintersten Segmente deutlich zu bemerken ist. Wagner sagt ferner, dass „die Körpersegmentation der erwachsenen Acarinen hat gar keine Bedeutung“. Ich vermute, dass das Untersuchungsobjekt Wagner's *(Ixodes)* für eine diesbezügliche Beurteilung wohl eines der ungünstigsten darstellt.

[2] Vgl. Brauer (1895, S. 363, 366 ff.), Purcell (1895), Hansen & Sörensen (1898, S. 232), Börner (1902 a; 1902 b; 1904); im Gegensatz zu diesen übereinstimmenden Angaben sagt Ray Lankester (1904 a, S. 568) dass „the genital apertures are placed on the first somite of the second tagma or mesosoma“. Mit Rücksicht darauf, dass nach ihm bei mehreren Arachnoiden eine Excalation des praegenitalen Segmentes stattgefunden hat, ist jedoch vielleicht die Kontroverse mit den soeben genannten Autoren nur eine scheinbare.

[3] Nach Bernard (1892 a, S. 280) befindet sich bei *Tetranychus* die Genitalöffnung auf dem 2. oder dem 1. Opisthosomalsegment.

[4] Man vgl. z. B. die Gattungen *Atax* F. und *Protzia* Piers. Zwischen diesen inbezug auf die Lage der Genitalöffnung extremen Formen finden sich zahlreiche Übergänge.

„die Genitalöffnung hinter oder zwischen den Hüften der hinteren prosomalen Beinpaare liegt, in einigen Milbengruppen sekundär wieder nach hinten verschoben“ [1] sei.

Wenn man diese Ansicht BÖRNER's akzeptiert und zugleich an der u. a. von demselben Verfasser ausdrücklich hervorgehobenen Tatsache festhält, dass die ursprüngliche Lage der Genitalöffnung bei den Cheliceraten auf dem 2. opisthosomalen (bezw. mesosomalen) Segment ist (vgl. BÖRNER 1902 a, Tabelle S. 456—457, S. 459), so wird man zu dem Schlusse gezwungen, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung einiger Acariden (z. B. gerade *Ped. graminum*) die Genitalöffnung hin und zurück verschoben worden sei. Warum und wie diese doppelte Verschiebung zu Stande gekommen sei, darüber wird nichts näheres gesagt. BÖRNER bringt (1904, S. 153, Stammbaum S. 156; vgl. auch 1902 a, Stammbaum S. 464) die Acariden in phylogenetische Beziehung mit den *Opiliones*, bei welchen letzteren er eine bereits embryonal stattgefundene Rückbildung sowohl des praegenitalen als auch des eigentlichen Genitalsegments vermutet (1902 a, S. 455, 459; 1904, S. 153), wodurch eine Verschiebung der Genitalöffnung nach vorn bedingt wird, eine Reduktion, die sich schon bei den mutmasslichen Ahnen der Opilionen, den *Anthracomarti*, geltend gemacht hat (1904, S. 153). Seiner Auffassung gemäss müsste man wohl dann auch annehmen, dass die Acariden von ihren angeblichen opilionenartigen Vorfahren diesen ausgeprägten Charakter ererbt haben würden, m. a. W. dass auch hier die nach vorn verschobene Lage der Genitalöffnung auf eine Rückbildung des Praegenital- und Genitalsegmentes zurückzuführen sei und innerhalb der Acariden eine primäre Eigenschaft darstellt (vgl. auch BÖRNER 1902 a, Tabelle S. 457).

Wenn es sich nun tatsächlich so verhalten würde, wie geschieht dann die von BÖRNER für einige Milben angenommene „sekundär wieder nach hinten“ stattgefundene Verschiebung der Genitalöffnung? Es gibt nur zwei Möglichkeiten. Entweder sind die schon (embryonal) rückgebildeten Segmente wieder zur Ausbildung gelangt und dementsprechend auch die Genitalöffnung zurück nach hinten verschoben. Oder die Rückbildung der genannten Segmente bleibt bestehen und die Genitalöffnung ist unabhängig davon nach hinten, nach irgend welchem postgenitalen Segment, gewandert.

Dass einst embryonal rückgebildete Segmente wieder zur Geltung kommen würden, erscheint mir sehr unwahrscheinlich, und die erste Alternative kann demnach kaum gutgeheissen werden. Die zweite Alternative ist zwar an und für sich keine Unmöglichkeit, aber wie soll man dann die Verhältnisse in Einklang mit den Befunden an *Pediculopsis* bringen, bei welcher nach BÖRNER's Auffassung eine sekundäre Verschiebung der Genitalöffnung nach hinten stattgefunden haben müsste, da diese Milbe tatsächlich (wenigstens im weiblichen Geschlecht) das Praegenital- und das Genitalsegment gut ausgebildet hat, und zudem das letztere, wie überhaupt ursprünglich bei den Arachnoiden, die Genitalöffnung trägt?

Für eine sichere Entscheidung wäre natürlich in jedem gegebenen Falle ein genaues Studium der ontogenetischen (sowohl embryonalen als postembryonalen) Entwick-

[1] Von mir hervorgehoben.

lung der betreffenden Milbe erwünscht; so lange wir aus Mangel an diesbezüglichen Befunden auf unsere gegenwärtige dürftige Kenntnis hingewiesen sind, müssen wir auf eine Verallgemeinerung der Resultate einzelner Untersuchungen verzichten. Andererseits ist es aber wohl gestatten, schon auf Grund der bisher bekannten Tatsachen einige Vermutungen in dieser Hinsicht auszusprechen. Bei einer unbefangenen Beurteilung vorliegender Frage scheint mir die Auffassung am natürlichsten und zugleich am einfachsten zu sein, dass unter den Acariden Formen vorkommen, welche inbezug auf die Lage der Genitalöffnung (am 2. opisthosomalen Segment) noch den ursprünglichen allgemeinen Arachnoidencharakter bewahrt haben. Durch diese Auffassung brauchen wir nicht die immerhin odiöse Annahme von einer Verschiebung der Genitalöffnung hin und zurück zu ergreifen. Die unter den Milben verschiedene Lage der Geschlechtsöffnung würde sich dann durch die Annahme erklären, dass in mehreren Milbengruppen, z. T. unabhängig von einander [1] (z. B. bei den *Gamasidae, Tyroglyphinae,* einigen *Hydrachnidae,* etc.), aus der ursprünglichen Lage auf dem 2. Opisthosomalsegment eine vielleicht durch Reduktion der vordersten Opisthosomalsegmente bedingte [2] Verschiebung nach vorn stattgefunden hat, während in anderen Fällen die anscheinend weit nach hinten befindliche Lage der Genitalöffnung, gerade wie tatsächlich bei *Ped. graminum,* auf eine Rückbildung der hintersten opisthosomalen Segmente zurückzuführen ist, ohne dass also hier eine wirkliche Verschiebung nach hinten angenommen werden müsste.

Diese Auffassung wird nun tatsächlich, wie wir gesehen haben, in einer Hinsicht durch die Befunde an *Ped. graminum* gestützt, in anderer Hinsicht durch die von Nalepa (1885, S. 130) hervorgehobene Tatsache, dass bei *Carpoglyphus anonymus* Hall. [3], bei welchem die weibliche Geschlechtsöffnung weit nach vorn gerückt ist, diese Verschiebung „erst bei der letzten Häutung" stattfindet. „während noch im letzten Larvenstadium [zweite Nymphe] die äusseren Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern fast genau an derselben Stelle liegen". Ganz dieselbe Beobachtung hat Jensen (1895, S. 84) bei dem Weibchen von *Histiostoma berghii* gemacht. Zu bemerken ist ferner. dass im ersten postembryonalen Stadium, d. h. bei der sechsbeinigen Larve, derjenige leicht zu erkennende Teil der inneren Genitalanlagen, welcher der künftigen äusseren Genitalöffnung entspricht, noch weiter hinten liegt, als bei der Nymphe (vgl. Nalepa, op. cit. Taf. I, Figg. 3 und 2, Taf. II, Fig. 2 und 1). Diese Tatsachen scheinen mir von hervorragender Bedeutung für die Beurteilung vorliegender Frage zu sein, denn sie sprechen entschieden für die soeben von mir ausgesprochene Auffassung, dass innerhalb der Acariden-Ordnung eine Verschiebung der Genitalöffnung von hinten nach vorn tatsächlich stattfindet. Börner's Annahme von einer entgegengesetzten Verschiebung, von einer primär schon weit vorgerückten Lage nach hinten, entbehrt dage-

[1] Auch nach Börner's Auffassung, dass bei den Acariden die vorgerückte Lage der Genitalöffnung als die primäre zu betrachten sei, müsste die angebliche sekundäre Verschiebung nach hinten unabhängig in verschiedenen Acaridenfamilien stattgefunden haben.

[2] Eine Reduktion der vordersten Opisthosomalsegmente bei einigen Milben ist ebensowenig wie bei den *Opiliones* an und für sich unwahrscheinlich, dies gilt nur für das Wiederauftreten schon rückgebildeter Segmente.

[3] Von Nalepa *Trichodactylus anonymus* benannt.

gen — auch unter der unwahrscheinlichen Voraussetzung, dass ein Wiederauftreten der rückgebildeten Praegenital- und Genitalsegmente bei den Acariden möglich wäre — jeder tatsächlichen Grundlage.

Aus der hier vertretenen Auffassung würde also erfolgen, dass die vorgerückte Lage der Genitalöffnung vieler Acariden unabhängig von der ähnlichen Erscheinung bei den *Opiliones* zustande gekommen sei, m. a. W. dass hier nur eine Konvergenzanalogie vorläge, bedingt von der in den beiden Gruppen obwaltenden Tendenz zur Konzentration des Körpers. Es würde sich ferner der Schluss ergeben, dass die Acariden überhaupt nicht mit den Opiliones in phylogenetische Beziehung zu bringen sind.

Was nun zuletzt die Anzahl der opisthosomalen Segmente betrifft, so habe ich schon vorher auf die Übereinstimmung zwischen *Ped. graminum* und *Trombidium fuliginosum* hingewiesen, indem wir für jene Art das Vorhandensein von drei schon im Larvenstadium stark reduzierten, bei dem Prosopon fast völlig rückgebildeten hintersten Segmenten supponierten (vgl. oben, S. 28), eine Vermutung, welche durch die embryonale Segmentierung durchaus bestätigt wurde. Auch bei *Pediculoides ventricosus* kommen nach BRUCKER (1900, S. 406) ursprünglich wenigstens sechs opisthosomale Segmente vor. Diese Zahl ist indessen nicht für alle Milben stichhaltig. So besitzt *Alycus roseus* (?) nach KRAMER (1882 a, S. 178) sieben opisthosomale Segmente [1]. Für *Tetranychus tiliarum* gibt BERNARD (1892 a, S 280) nur drei [2] Opisthosomalsegmente an [3]. Überhaupt liegen nur sehr dürftige diesbezügliche Angaben für die Milben vor, so dass wir z. Z. uns keinen Urteil darüber bilden können, wie viele opisthosomale Segmente dem Milbenkörper typisch zukommen. So viel scheint jedoch aus unserer lückenhaften Kenntnis hervorzugehen, dass die Zahl der betreffenden Segmente, wie dies schon WEISSENBORN (1887, S. 73 74) bemerkt, bei den Acariden wechselt, was ja auch bei den *Araneae, Opiliones* und *Pedipalpi* (vgl. BÖRNER 1904, S. 143) der Fall ist.

[1] KRAMER zählt 9 „abdominale" Segmente, weil aber von diesen die zwei vordersten (extremitätentragenden) dem Prosoma zugehören, kommen nur sieben auf das Opisthosoma.

[2] Auch bei *Ped. graminum* kommen, wie schon früher bemerkt, (dorsal bei der ♀-Larve) nur drei opisthosomale Segmente zu deutlicher Ausbildung, während drei hintere Segmente verkümmert sind. Vielleicht gilt dasselbe auch für *Tetranychus*, was aus einer genauen Untersuchung der Entwicklung dieser Milbe noch zu ermitteln ist. Jedenfalls ist die Annahme BERNARD's (1892 a) — welcher Verfasser merkwürdigerweise die Acariden als fixiertes Larvenstadium gewisser Arachniden (mutmasslich der Araneen) betrachtet — dass die Milben sieben opisthosomale, zwischen dem Genital- und dem Analsegment gelegene, Segmente vermisst haben, wenn überhaupt, keineswegs für alle Acariden, zutreffend.

[3] Bei den *Notostigmata* zählt WITH (1903; 1904, S. 139, 175) 11 opisthosomale Segmente; ob die *Notostigmata* tatsächlich den Acariden zugehören, scheint mir z. Z. noch fraglich.

4. Über die Extremitäten von Pediculopsis graminum.

a. Die Gangbeinpaare.

Ped. graminum besitzt, wie die meisten übrigen Acariden, die sechs den Cheliceraten typisch zukommenden prosomalen Extremitätenpaare, von denen die beiden vordersten zu Mundgliedmassen umgebildet sind.

Betrachten wir zunächst die vier hinteren Paare, die Laufbeine, wie sie bei dem weiblichen Prosopon ausgebildet sind. Wie gewöhnlich bei den Acariden, sind dieselben in zwei Gruppen verteilt, und zwar so, dass die beiden proterosomalen nach vorn, die hysterosomalen Paare dagegen nach hinten gerichtet sind Sämtliche Beinpaare bestehen aus sechs Gliedern.

Diese Zahl ist bekanntlich bei den Acariden keineswegs konstant. Teils infolge dieser wechselnden Anzahl, teils wegen einer abweichenden Beurteilung der Frage, welches Glied tatsächlich als das erste aufzufassen ist, teils wegen noch anderer Umstände, sind die betreffenden Glieder vielfach verschieden interpretiert worden.

Es würde uns zu weit führen, hier auf Einzelheiten einzugehen; mehrere der älteren Deutungen sind zudem schon von Michael (1884 a, S. 16—17) ziemlich ausführlich erörtert und tabellarisch zusammengestellt worden. Erwähnung verdient jedoch der Umstand, dass in der acarologischen Litteratur jene ventral gelegene oft ziemlich dicht gegen das Prosoma gedrückte Chitinplatten, die sog. „Epimeren", vielfach schlechthin als Stützgerüst der Beine und zwar als Anheftungsflächen der Beinmuskulatur bezeichnet, sowie als dem Körperstamm angehörend [1] betrachtet werden. Das darauf folgende Glied, welches zumeist das erste bewegliche ist, wird dann als Coxa bezeichnet. Andererseits ist aber, und zwar namentlich in letzter Zeit, von mehreren Autoren (wie Marx 1892, Brucker 1900, Börner 1903, With 1904, z. T. auch Banks 1904) bemerkt worden, dass die sogenannten Epimeren tatsächlich die abgeflachten, unmittelbar am Prosoma festgefügten und daher zumeist unbeweglich gewordenen Grundglieder, die wahren Coxae, darstellen, auf welche ein unzweifelhafter, beweglicher Trochanter folgt.

Dieser Auffassung muss ich entschieden zustimmen. Für dieselbe spricht nicht nur ein Vergleich mit anderen Arachnoiden (namentlich mit den *Chelonethi*, vgl. Börner 1903, S. 302), sondern auch — wenigstens bei *Ped. graminum* — die betreffende Muskulatur, welche sich hier als dem System der Beinmuskulatur und nicht dem Körperstamm angehörig erweist. Ausserdem sind bei gewissen Acariden diese Grundglieder noch, wenn auch in beschränktem Masse, beweglich und bewahren auch dadurch ihren Charakter als wahre Beinglieder, als die echten Coxae. Von den auf den Trochanter folgenden vier Gliedern der *Ped. graminum* ist das letzte, das Endglied, ohne Schwierigkeit als ein eingliedriger Tarsus zu erkennen. Schwieriger ist, aus dem von Börner (l. c., p. 303) hervorgehobenen Grunde, die Interpretation der drei zwischen dem Tro-

[1] Vgl. u. A. Michael (1901, S. 47).

chanter und dem Tarsus gelegenen Glieder. Man könnte sich versucht fühlen, dieselben mit WITH (1904, S. 150—151) und BANKS (1904. S. 4) als Femur, Patella und Tibia zu deuten. Mit Rücksicht darauf, dass bei den echten Acariden (d. h. mit Ausschluss der *Notostigmata*) eine Patella überhaupt „noch nicht unzweideutig hat nachgewiesen werden können" (BÖRNER 1904, S. 153), ist aber das Vorhandensein einer Patella bei unserer Milbe zum mindesten sehr unwahrscheinlich. Die beiden zunächst auf den Trochanter folgenden Glieder dürften vielmehr als Femoralglieder, das darauf folgende als Tibia aufzufassen sein, zumal ein zweigliedriges Femur nach BÖRNER (1903, S. 303) bei vielen Milben vorkommt und überdies auch bei anderen Arachnoiden nicht selten ist.

Es mag in diesem Zusammenhang, ehe wir zu einer näheren Besprechung der Laufbeine von *Ped. graminum* übergehen, noch den Coxalgliedern, den sogenannten „Epimeren" der Acariden, einige Aufmerksamkeit gewidmet werden. Die Veränderungen, welche diese Coxalglieder in verschiedenen Milbengruppen erlitten haben, bieten in morphologischer Hinsicht kein geringes Interesse. Bei vielen Milben, so in mehreren Trombidiidengruppen (z. B. *Raphignatinae, Trombidiinae, Eupodinae* u. a.), haben die Coxae der Laufbeine noch einen ziemlich ursprünglichen Charakter bewahrt und lassen sich hier ohne Schwierigkeit als solche erkennen. Von diesem verhältnismässig wenig verändertem Typus finden sich zahlreiche stufenweise Übergänge zu der plattgedrückten, ausgebreiteten Form, wie sie in so ausgeprägter Weise z. B. die Hydrachniden besitzen, bei denen die Coxae allgemein als Epimeralplatten bezeichnet werden. Diese Umwandlung der ursprünglich frei beweglichen Coxae zu starr an der Ventralseite des Prosoma festgefügten Chitinplatten bezeichnet inzwischen noch nicht den Endpunkt der Veränderung, bezw. der Rückbildung dieser Beinglieder. Eine noch weitere Reduktion haben sie in gewissen anderen Milbengruppen, wie bei den Sarcoptiden, erlitten. In diesen haben sie ihren Charakter als Beinglieder völlig eingebüsst und stellen recht eigenartige Gebilde dar, welche auch hier allgemein als Epimeren bezeichnet und bei den *Tyroglyphinae* von MICHAEL folgendermassen charakterisiert werden: „chitinized in-pushings of the ventral cuticle, which have formed blades usually exposing their lower edges only on the ventral surface; the rest of the blade being sunk in the body, and forming a series of rigid skeletal pieces, the sides of which afford surfaces for the attachment of the numerous muscles which arise therefrom" (1901, S. 62). Es sind also die Coxalglieder nicht nur mit der ventralen Körperwand verschmolzen, sondern zugleich in diese eingesunken, so dass ihre Oberfläche in gleichem Niveau mit derselben liegt; ihr Vorkommen wird überhaupt nur durch die verdickten Chitinleisten angedeutet, welche die Seitenränder der rückgebildeten Coxae bezeichnen. In einigen Fällen können nun auch diese Chitinleisten gänzlich verschwinden; hierdurch gehen auch die letzten äusserlich sichtbaren Spuren der ehemaligen Coxalglieder verloren: [1] die Bauchbedeckung stellt an dem betreffenden Platz eine anscheinend durchaus einheitliche, ebene Fläche dar, und

[1] Wie z. B. an den hysterosomalen Beinpaaren von *Lentungula algivorans* MICH. ♀ (vgl. MICHAEL 1901, Taf. I, Fig. 2) und *Chortoglyphus arcuatus* TROUP. (vgl. MICHAEL 1903, Taf. XX, Fig. 2, 4).

äusserlich deutet nichts darauf, dass ein Beinglied (die Coxa) durchaus rückgebildet worden ist. Dass dem aber tatsächlich so ist, wird nicht nur durch die vergleichende Untersuchung bewiesen, welche uns die allmähliche Rückbildung und das schliessliche Verschwinden der Coxalglieder der Laufbeine gewisser Acariden so zu sagen vor die Augen führt, sondern noch durch den Umstand, dass im letztgenannten Falle das erste Beinglied einen unzweideutigen Trochanter darstellt, der mit demselben Glied vieler anderer Acariden, die noch erkennbare Coxae besitzen, unzweifelhaft identisch ist.

Die soeben angeführte Deutung ist in der Tat eine logisch zwingende Konsequenz der obigen, gewiss richtigen Auffassung betreffs der Epimeren als der tatsächlichen Coxalglieder. Die anscheinende Fünfgliedrigkeit der Laufbeine, wie sich diese bei den Tyroglyphinen und einigen anderen Acaridengruppen vorfindet, ist demnach, im Gegensatz zu Michael's Auffassung (1901, S. 59), kein primäres, sondern offenbar ein sekundäres Verhalten. Diese völlige Rückbildung der Coxalglieder gewisser Milben hat bisher nicht eine genügende Würdigung erfahren, verdient aber bei der Beurteilung der Beingliederung der betreffenden Milben stets eine genaue Berücksichtigung.

Die sogenannten Epimeren oder Epimeralplatten der Acariden haben, wie ersichtlich, mit den Epimeren der Crustaceen morphologisch nichts zu tun. Ist die nämliche Benennung, was die Acariden anbelangt, schon aus diesem Grunde sehr unglücklich gewählt, so verliert dieselbe mit Rücksicht auf die Morphogenese der genannten Gebilde jede Berechtigung und ist aus der Acaridenterminologie auszumerzen. Es gibt ja auch keinen Grund, dasselbe Ding mit ganz verschiedenen Namen zu bezeichnen, und deshalb mögen die „Epimeren“ der Milben einfach Coxae heissen, bezw. je nach ihrer verschiedenen Ausbildung Coxalplatten, oder Coxalleisten benannt werden.

Im folgenden wird als Komplement zu Michael's (1884 a, S. 19) tabellarischer Zusammenstellung eine Übersicht über die Beingliederung gegeben, wie diese von einigen neueren Autoren für verschiedene Milben interpretiert worden ist, welche wie *Ped. graminum* (mit Einschluss der sog. „Epimeren“) sechsgliedrige Beine besitzen [1].

Beinglieder der Reihenfolge nach. [2]						Autoren
1	2	3	4	5	6	
Ep	Co	Tr	Fe	4:th joint	Ta	Michael vor 1884.
Ep	Co	Fe	Ge	Ti	Ta	Michael 1884 a, 1898 (*Oribatidae*), 1901 (*Tyroglyphinae*).
Ep	Co	Tr	Fe	Ti	Ta	Nalepa 1885 (*Tyroglyphinae*).
Ep	Co	Fe	Ti	Ta1	Ta2	Nalepa 1887, 1889, 1894 a (*Eriophyidae*).
Ep	Co	Fe	Ge	Ti	Ta	Berlese 1882/1896 (*Oribatidae*).
Ep	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta	Berlese 1882/1893 (*Eupodinae*).
Co	Tr	Fe	Ti	Präta	Ta	Marx 1892 (*Ixodidae*).
Ep	Co	Tr	Fe	Ti	Ta	Jensen 1895 (*Tyroglyphinae*).

[1] Sehr oft, wie von Kramer u. A., werden die Beinglieder nur mit Ziffern bezeichnet.

[2] Die Glieder 2—6 stellen die frei beweglichen Glieder dar. In der Übersicht werden folgende Verkürzungen gebraucht: Ep = Epimeron, Co = Coxa, Tr = Trochanter, Fe = Femur, Fe 1, Fe 2 = 1. u. 2. Femoralglied, Ge = Genu (genual), Pa = Patella, Ti = Tibia, Präta = Prätarsus oder Metatarsus, Ta = Tarsus, Ta 1, Ta 2 = 1. u. 2. Tarsalglied.

Co	Tr	Fe	Ti	Präta	Ta	SALMON & STILES 1901 (*Ixodidae*).
Co	Tr	Fe 1	Fe 2	Ti	Ta	BÖRNER 1903.
Co	Tr	Fe	Pa	Ti	Ta	BANKS 1900 (*Tetranychus*), 1904 (*Oribatidae*).
Co	Tr	Fe	Ti	Präta	Ta	BANKS 1904 (*Ixodidae*).
Co	Tr	Fe	Pa	Ti	Ta	WITH 1904.
Co	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta	OUDEMANS 1906 i.
Co	Tr	Fe 1	Fe 2	Ti	Ta	E. REUTER, diese Arbeit (*Pediculopsis*).

Wenden wir uns nach diesem Exkurs wieder einer näheren Betrachtung der Laufbeine des *Pediculopsis*-Weibchens zu (Fig. 44). Die beiden stark abgeflachten und gegen die Körperwand plattgedrückten Coxae jedes Beinpaares stossen median mit einander zusammen [1] und nehmen am Proterosoma den grösseren Teil der Bauchfläche ein. Das erste Beinpaar, welches bei dem Herumlaufen der Milbe prüfend und tastend in der Luft hervorgestreckt gehalten wird, unterscheidet sich von den übrigen dadurch, dass sein Tarsus am Ende nur mit einer einzigen gebogenen Kralle bewaffnet, dagegen reichlicher beborstet ist und eines Haftorganes entbehrt, Unterschiede, die offenbar in Beziehung zu der verschiedenen Tätigkeit dieses Beinpaares stehen. Die übrigen drei Beinpaare, deren Tarsus vor dem Ende halsartig verengt ist, besitzen zwei nach aussen und unten gebogene Krallen und dazwischen ein glockenförmiges Haftorgan. Das vierte Paar ist etwas länger und schmächtiger als die übrigen. Sämtliche Beine sind mit mässig langen Borsten besetzt; die bei weitem längsten Borsten finden sich auf der Dorsalseite des 1. Femoralgliedes des ersten Beinpaares sowie auf dem Tarsus eines jeden Beines und scheinen vor den übrigen als Tastborsten zu fungieren. Die drei ersten Beinpaare tragen auf Tibia und Tarsus kleine Chitinzapfen, die wohl als Sinnesorgane zu deuten sind [2].

Bei dem männlichen Prosopon (Figg. 40, 51) sind die drei ersten Beinpaare den entsprechenden des Weibchens ähnlich gebaut, nur etwas weniger stark beborstet. Das vierte Beinpaar ist im Gegensatz zu demjenigen des Weibchens kürzer und kräftiger als die übrigen, sowie etwas nach innen gekrümmt. Seine Tibia und namentlich der Tarsus sind stark verkürzt; das letztgenannte Glied entbehrt des Haftorganes und ist

[1] Ähnlich median zusammenstossende Coxae kommen auch bei gewissen anderen Milben (z. B. bei mehreren Tarsonemiden) vor. Wenn POCOCK von „the wide space that separates the coxae of the posterior walking-legs" (1893 a, S. 15) als Charakteristikum für die Acariden überhaupt spricht, oder wenn RAY LANKESTER die Acariden (*Rhynchostomi*) u. a. folgendermassen charakterisiert: „The basal segments of the appendages . . . of the third, fourth, fifth, and sixth pairs are widely separated" (1904 b, S. 262), so ist dies nicht für alle Acariden zutreffend.

[2] Als ein in HALLER's Augen stringenter Beweis für die schon früher besprochene Ansicht, dass bei den Milben „die beiden ersten Fusspaare cephalothoracal, die beiden letzten abdominal" seien, führt der genannte Autor (1881 a, S. 385) den Umstand an, dass bei den Tyroglyphen und bei *Atax coeruleus* „die beiden ersten Extremitäten [Extremitätenpaare] mit Sinnesorganen ausgerüstet sind, welche den beiden letzten fehlen". Der schon an und für sich geringe morphologische Wert dieses Umstandes für die Beurteilung der betreffenden Frage wird gänzlich entkräftet durch die Tatsache, dass bei *Pediculopsis graminum*, und zwar in beiden Geschlechtern, auch das dritte Beinpaar durchaus ähnliche Sinnesorgane wie die beiden ersten besitzt. Auch die Behauptung HALLER's, dass die Gleichmässigkeit im Baue der verschiedenen Beinpaare sich nicht auf die „Epimeren" erstrecken würde, ist für recht viele Milben keineswegs stichhaltig.

am Ende mit einer kräftigen, scharf nach innen gebogenen Klaue bewaffnet und vor derselben mit einer ziemlich langen Borste versehen; sowohl Tibia als Tarsus trägt ausserdem dorsal eine kurze, dornartige Borste. Wie schon vorher bemerkt, kommt bei dem Männchen auch das letzte Beinpaar während des Herumlaufens des Tieres nicht zur Anwendung, sondern wird unbeweglich nachgeschleppt. Bei der Kopulation ist dagegen dieses Beinpaar gewissermassen als Klammerorgan tätig, und die gekrümmte Gestalt der Beine ist wahrscheinlich eine damit in Beziehung zu bringende Anpassungserscheinung. Der Verlust des Haftorganes ist vermutlich auf Rechnung des Nichtgebrauches dieses Beinpaares als Lokomotionsorganes zu schreiben. Die kräftige, gebogene Klaue ist vielleicht ebenfalls für den Begattungsakt als Klammerapparat nützlich, ausserdem spielt sie aber noch eine unerwartete Rolle, nämlich bei dem Sprengen der verschiedenen während der postembryonalen Entwicklung gebildeten, das männliche Prosopon vor der Geburt umgebenden Häute, wie wir dies weiter unten näher sehen werden.

Sämtliche Beine der (weiblichen) Nymphe unterscheiden sich von denen des weiblichen Prosopon nur durch etwas schwächere und kürzere Beborstung. Die in Dreizahl vorkommenden Beinpaare der Larve (Figg. 25—28) sind merklich plumper und kürzer als bei der Nymphe und den geschlechtsreifen Tieren. Die Coxae sind, obgleich allerdings nur in sehr beschränktem Masse, beweglich, und jedes der folgenden Glieder ist bedeutend kürzer und dicker als die entsprechenden der achtfüssigen Entwicklungsstadien. Ein bemerkenswerter Unterschied von diesen Stadien besteht noch darin, dass der Tarsus des ersten Beinpaares der Larve, wie derjenige der beiden hinteren Paare, mit zwei Krallen bewaffnet ist, was vielleicht einen ursprünglicheren Charakter darstellt, entbehrt dagegen im Gegensatz zu den letztgenannten Beinpaaren, aber in Übereinstimmung mit dem Verhalten des entsprechenden Beinpaares der Nymphe und der Prosopa, des Haftorganes, somit einen vermittelnden Übergang von der zweikralligen, mit Haftorgan versehenen, zu der einkralligen, das Haftorgan entbehrenden Form bildend. Inbezug auf die Gestalt und Ausrüstung der Beine finden sich bei den weiblichen und männlichen Larven keine wesentlichen Unterschiede. Wie schon vorher bemerkt, ist es das letzte (4.) Beinpaar, welches bei der Larve rückgebildet worden ist und bei dem folgenden Entwicklungsstadium wieder zum Vorschein kommt.

b. Die Mundgliedmassen.

Wir wollen jetzt zu einer Erörterung derjenigen Extremitätenpaare übergehen, die zu Mundgliedmassen umgebildet worden sind. Es mögen zunächst, ehe wir die speziellen Verhältnisse von *Ped. graminum* behandeln, einige allgemeine Bemerkungen über die Mundbildung der Milben vorausgeschickt werden, die als Grundlage für die später folgende Darstellung dienen sollen.

Über die Mundteile der Acariden ist schon sehr viel geschrieben worden. Sowohl betreffs der Anzahl von Gliedmassen, welche in die Bildung der Mundteile eingehen, als auch betreffs ihrer Beziehung zur Zusammensetzung des Gnathosoma (Capi-

tulum, Kopf, Kopfröhre der Autoren) und ferner betreffs ihrer Homologie mit denen anderer Arachnoiden, bezw. Arthropoden, haben sich von einander sehr abweichende Auffassungen geltend gemacht.

Es würde uns zu weit führen, hier die verschiedenen Theorien einer kritischen Besprechung zu unterziehen, weshalb ich mich nur darauf beschränke, auf einige der wichtigsten diesbezüglichen Arbeiten zu verweisen [1]. Ich kann auf eine ausführlichere Behandlung dieses Themas um so eher verzichten, als die Frage neuerdings wieder in ihrem ganzen Umfang eingehend besprochen worden ist (vgl. BRUCKER 1900, BÖRNER 1902 c) und zudem der erstgenannte dieser Autoren auch den früheren Ansichten einen besonderen Abschnitt gewidmet hat.

So viel mag jedoch hier bemerkt werden, dass alle die nicht wenigen Versuche, in den Mundteilen der Acariden Reste von mehr als zwei Gliedmassenpaaren zu finden — Versuche, veranlasst einerseits durch ein wiederholtes Bemühen, die Mundteile der Acariden (wie die der Arachnoiden überhaupt), morphologisch in Übereinstimmung mit denen der Ateloceraten (Myriopoden und Insekten) zu bringen, andererseits durch eine Bestrebung, die Acariden in schroffen Gegensatz zu den übrigen Arachnoiden zu stellen (HALLER 1881 a [2], OUDEMANS 1885. S. 38) — sich auf falsche Prämissen stützen, denn die embryologische Entwicklung sämtlicher bisher in betreffender Hinsicht untersuchten Acariden zeigt zur vollen Evidenz, dass immer nur zwei Gliedmassenpaare sich zu Mundteilen umbilden. Auch durch eine unbefangene vergleichend-morphologische Untersuchung kommt man, wie dies BRUCKER (1900) und namentlich BÖRNER (1902 c) nachgewiesen haben, zu ganz demselben Resultat. Es könnte vielleicht überflüssig erscheinen, bei dem heutigen Standpunkt der Arachnoidenforschung, die eben genannte Tatsache nochmals hervorzuheben; andererseits mag das aber gerechtfertigt sein, weil die alten Bestrebungen, die Arachnoiden phylogenetisch in Beziehung mit den übrigen tracheenführenden Arthropoden zu bringen, noch vielfach die Deutung der Mundteile der Acariden verwirrend beeinflussen.

Was nun den Anteil betrifft, den die (beiden) Mundgliedmassenpaare an der

---

[1] Vgl. TREVIRANUS (1816), SAVIGNY (1816), DUGÈS (1834 a), DUJARDIN (1845) BOURGUIGNON (1854), NICOLET (1854), PAGENSTECHER (1860), ABENDROTH (1868), EHLERS (1873), MÉGNIN (1876 a), KRAMER (1876 a, b), CRONEBERG (1878 a; 1878 b; 1879; 1880), HALLER (1881 a), NÖRNER (1882 a; 1882 b), HENKING (1882), MICHAEL (1884 a; 1896 a), OUDEMANS (1885) BERLESE (1897), NALEPA (1885; 1894 a), WINKLER (1888), SCHAUB (1888), LOHMANN (1888), WAGNER (1894), BERNARD (1896), VAN VLEET (1897), PIERSIG (1897/1900), POLLOCK (1898), BRUCKER (1898; 1900; 1901) BÖRNER (1902 c), THOR (1903), WITH (1904).

[2] HALLER glaubt bei den Acariden „drei ausgebildete Kieferpaare" gefunden zu haben. Infolge dessen und wegen einiger anderer Merkmale, die indessen keineswegs immer stichhaltig sind und deren Bedeutung er jedenfalls ungemein überschätzt hat, was ja auch schon von mehreren Autoren ausdrücklich bemerkt worden ist, will er die Acariden ganz von den übrigen Arachnoiden ausscheiden und in Beziehung zu den Crustaceen bringen. Die angebliche Verwandtschaft mit den Crustaceen soll sich u. a. darin kundgeben, dass die sechsbeinige Larvenform der Milben „Anknüpfungspunkte mit dem Nauplius der Crustaceen darbiete, welcher ja ebenfalls nur drei Beinpaare besitzt" (vgl. auch PACKARD 1870, S. 640). Wie man solch' eine Auffassung ernstlich vorführen kann, scheint mir unbegreiflich, denn schon bei geringem Nachdenken ergibt sich, was überdies schon OUDEMANS (1885, S. 39), WEISSENBORN (1887, S. 89) und TROUESSART (1892, S. 25) hervorgehoben haben, dass die drei Beinpaare der Milbenlarve mit den drei Nauplius-Extremitäten keineswegs homolog sind.

Zusammensetzung des Gnathosoma haben, so gehen auch hierin die Ansichten auseinander. Von den verschiedenen Deutungen scheint mir die von Börner (1902 c) vertretene, welche sich zudem vor den meisten anderen dadurch vorzüglich auszeichnet, dass sie auf einer ausgedehnteren vergleichend-morphologischen Grundlage ruht, den tatsächlichen Verhältnissen am ehesten zu entsprechen und der Hauptsache nach im Einklang mit der embryonalen Entwicklung von *Ped. graminum* zu stehen. Es mögen hier die betreffenden embryonalen Vorgänge im voraus kurz erörtert werden.

Die im Verhältnis zu den übrigen Extremitätenanlagen nicht besonders stark entwickelten Chelicerenanlagen rücken, wie überhaupt bei den Arachnoiden, von ihrer ursprünglich postoralen Lage nach vorn und nehmen eine präorale Stellung ein. Hand in Hand hiermit werden die anfangs ziemlich mächtig entwickelten Anlagen der Pedipalpen nach vorn verschoben und lagern sich, während sie allmählich an ihrem distalen Teil eine recht bedeutende Reduktion erfahren, mit ihren proximalen Teilen seitlich um die inzwischen ebenfalls stark reduzierten Chelicerenanlagen herum. Gleichzeitig schiebt sich der primäre Kopflappen zwischen diese proximalen Teile der Pedipalpen ein, somit die Chelicerenanlagen oben bedeckend (vgl. Figg. 15, 16, 18, 19). Dann verschmelzen die proximalen Teile der Pedipalpen unten median mit einander, oben mit dem primären Kopflappen, wodurch ein vorn die Mundöffnung enthaltendes, ringsum geschlossenes Gebilde entsteht. Erst später, wenn sich der embryonale Körper mit einer Chitinhaut umgibt, werden die verschiedenen, äusserlich sichtbaren Teilstücke („Palpen“ etc.) deutlich differenziert und erst dann tritt durch dorsale Gliederung des Carapax eine hintere Einschnürung des Gnathosoma auf, die sich demnach als eine sekundäre Erscheinung ankündigt.

Der jetzt beschriebene Vorgang dürfte einiges Interesse beanspruchen, weil, wie schon oben angedeutet, hierdurch Börner's auf vergleichend-morphologischem Wege gewonnene Deutung betreffs der Zusammensetzung des Gnathosoma der Acariden durch direkte embryologische Befunde im wesentlichen bestätigt wird. Aus dem Obenstehenden ergibt sich somit auch eine prinzipielle Übereinstimmung mit Börner's (1902 c, S. 108) Definition des Gnathosoma, von ihm Capitulum genannt: „vorderster Körperabschnitt der Milben, oft scharf vom übrigen Leib abgesetzt; umfasst die Region des primären Kopflappens und der beiden ersten Extremitätenpaare und ist stets Träger der Mundöffnung; einheitliches Gebilde, aus der Verschmelzung des [vorderen Teils des] Carapax mit den Coxae der 2. Extremität hervorgegangen“.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass die mitunter bestrittene Homologie der Acaridenmundteile mit denen der übrigen Arachnoiden nicht mehr angezweifelt werden kann. Auf die Frage, wo wir in anderen Arthropodengruppen die Homologa der Mundgliedmassen, bezw. der übrigen prosomalen Gliedmassen der Acariden, wie der Arachnoiden überhaupt, zu suchen haben, eine Frage, die bekanntlich vielfach behandelt und verschieden beantwortet worden ist, werde ich hier nicht näher eingehen. Es mag jedoch bemerkt werden, dass meines Erachtens unter den verschiedenen Deutungen die Auffassung Heymons' (1901, S. 143), mit welcher meine Befunde, — insofern es sich um die Anzahl der prosomalen Ursegmente der Arachnoiden handelte, in

vollem Einklang stehen (vgl. oben, S. 33) — der Wahrheit am nächsten zu kommen scheint.

BÖRNER's oben angeführte Definition des Gnathosoma dürfte nun wenigstens für die Mehrzahl der Acariden durchaus zutreffend sein. Betreffs *Pediculopsis graminum* mag sie jedoch in gewisser Hinsicht modifiziert, bezw. vervollständigt werden, wie sich dies aus einer näheren Untersuchung dieses Körperteils unserer Milbe ergeben wird.

Betrachten wir die Ventralseite des Gnathosoma des weiblichen Prosopon (Fig. 45), so können wir ohne Schwierigkeit in dem grossen proximalen Abschnitt (*Co*) die median mit einander verschmolzenen Coxae des 2. Extremitätenpaares (Pedipalpen) erkennen; der median vorwärts gerichtete, zungenförmige Vorsprung (*Cxp*) dieses Abschnittes dürfte im Anschluss an BÖRNER's Deutung als die ebenfalls mit einander verschmolzenen Coxopodite desselben Gliedmassenpaares aufzufassen sein. Rechts und links von diesem Vorsprung findet sich je ein längliches, trapezoidenförmiges Stück, an dem sich die überaus kleine dreigliedrige Palpe (*Plp*) inseriert, welche letztere unzweifelhaft die drei distalen Glieder des 2. Extremitätenpaares darstellt. Eben dieser Umstand ist ein zwingender Grund, in dem genannten Stück einen Teil des betreffenden Extremitätenpaares zu erblicken, weil ja die distalen Glieder notwendig je von einem vorhergehenden Glied ausgehen müssen, und zudem das fragliche Stück selbst von dem Grundglied, der Coxa, ausgeht. Mit Rücksicht darauf, dass die vier Laufbeinpaare unserer Milbe aus sechs Gliedern bestehen, sowie in Anbetracht dessen, dass das betreffende Stück, wie soeben gezeigt, zwischen der Coxa und den drei distalen Gliedern liegt — welche letztere wir aller Wahrscheinlichkeit nach mit den drei distalen Gliedern der Laufbeine homologisieren können — liegt es auf der Hand anzunehmen, dass das nämliche Stück (*Tr* + *Fe* 1) den zwei dazwischen liegenden Gliedern, also dem Trochanter und dem damit verschmolzenen 1. Femoralglied entspricht.

Seitlich und dorsal (Fig. 46) wird das Gnathosoma von den Coxae (*Co*) der Pedipalpen und dem beiderseits mit diesen verschmolzenen mittleren primären Kopflappen (*Kpfl*) gebildet, welcher letztere sich vorn in Form eines Dreieckes vorschiebt (vgl. S. 45 die Darstellung des embryonalen Vorganges!) und am Ende in ein kleines, stärker schief herabfallendes Stück ausläuft. Jederseits von dem genannten Dreieck findet sich der dorsale (vordere) Teil jenes mutmasslich durch Verschmelzung vom Trochanter und dem 1. Femoralglied des 2. Extremitätenpaares entstandenen Stückes (*Tr* + *Fe* 1). Diese paarigen Stücke bilden nun je eine Halbrinne, rechts und links. Sie sind gegen die Coxae in beschränktem Masse beweglich, wodurch sie unten von dem mittleren, als die verschmolzenen Coxopodite gedeuteten Vorsprung, oben von dem dreieckigen, dem primären Kopflappen zugehörigen, vorspringenden Teil ein wenig entfernt und wieder dicht an dieselben Teilen genähert werden können, so einen ringsum geschlossenen Raum bildend; ihre distal gelegenen freien Ränder sind sanft wellenförmig gebogen.

Diese umgebildeten Extremitätenglieder stellen nun in Vereinigung mit den Coxopoditen (unten) und dem vordersten Teil des Carapax, bezw. des primären Kopflappens (oben) offenbar einen recht vorzüglichen Saugapparat dar, mittels welchem die

pflanzlichen Säfte, welche aus den durch die Cheliceren am Halme bewirkten Wunden herausfliessen, eingesogen werden können.

Am Gnathosoma (Figg. 45, 46) finden sich mehrere paarige Borsten. Von diesen entsprechen vielleicht die ventralen und die proximal-lateralen den beiden coxalen Borstenpaaren der vorderen Laufbeine, während das proximal-dorsale Paar am ehesten als dem primären Kopflappen angehörig zu betrachten sein würde. Auch könnte man geneigt sein, die beiden distal-dorsalen Borstenpaare — in Anbetracht dessen, dass die Trochanteren wenigstens der beiden ersten Laufbeine stets borstenlos sind — je mit den beiden dorsalen Borsten des 1. Femoralgliedes (man vgl. die auf dem betreffenden Glied des ersten Laufbeinpaares auftretenden Borsten, Fig. 43) zu homologisieren.

Wenn wir nun den jetzt beschriebenen Saugapparat mit zu dem Gnathosoma zählen, von dem er jedenfalls eine direkte Fortsetzung, den tatsächlichen Abschluss bildet, so ist dasselbe nach der obigen Deutung also aus folgenden Teilen zusammengesetzt: Unten von den median mit einander verschmolzenen Coxae und Coxopoditen sowie, lateral von diesen letzteren, von den unteren (hinteren) Teilen des mit einander verschmolzenen, zu einer Halbrinne umgebildeten und gegen die Coxae abgegliederten Trochanters und 1. Femoralgliedes des 2. Extremitätenpaares (Pedipalpen), während die dreigliedrigen Palpen den drei distalen Gliedern, d. h. 2. Femoralglied, Tibia und Tarsus, desselben Extremitätenpaares entsprechen. Oben von dem medianen, primären Kopflappen und den proximal-lateral mit demselben verschmolzenen oberen (vorderen) Teilen der Coxae, sowie distal-lateral von den oberen (vorderen) Teilen des auch hier gegen die Coxae abgegliederten, mit einander verschmolzenen Trochanters und 1. Femoralgliedes des 2. Extremitätenpaares. Seitlich von den äusseren Teilen der Coxae und der beiden soeben genannten Glieder, welche letztere, wie schon vorher bemerkt, weder mit den Coxopoditen (unten) noch mit dem vorn hervorragenden Teil des primären Kopflappens (oben) fest verwachsen, sondern gegen diese Teile in beschränktem Masse beweglich sind.

Von diesem kapselartigen Gebilde umschlossen liegen die Cheliceren (*Ch.*), welche eine etwa sichelförmige Gestalt haben, am Ende scharf spitzig und an der Innenseite schwach gezähnelt sind. Dass sie zum Ritzen, bezw. Verwunden der weichen saftigen Halmteile besonders gut geeignet sind, leuchtet aus ihrem Bau sofort ein.

Bei der Nymphe und Larve ist das Gnathosoma, bezw. die Mundteile ähnlich wie bei dem weiblichen Prosopon gebaut. Nur ist zu bemerken, dass bei der männlichen Larve (Fig. 27) die distalen Teile dieses Abschnittes, im Vergleich mit dem Verhältnis bei der weiblichen Larve (Fig. 26) eine deutlich sichtbare Reduktion erfahren haben. Dies ist in morphologischer Hinsicht von Interesse, denn, wenn auch die Mundteile der männlichen Larve noch ihre Funktionsfähigkeit bewahrt haben, zeigt sich hier doch schon die Verkümmerung angebahnt, welche bei dem männlichen Prosopon in so ausgeprägtem Masse auftritt.

Bei dem geschlechtreifen Männchen stellt nämlich das ganze Gnathosoma ein rudimentäres, knopfförmiges, allseitig geschlossenes Gebilde dar (Figg. 47, 48) an dem eine noch bedeutend weiter gegangene Verschmelzung der einzelnen Teile, als bei dem weiblichen Gnathosoma, stattgefunden hat. Zunächst ist ein Verschluss der Mundöffnung dadurch

zustande gekommen, dass der dorsale dreieckige, vorspringende Teil des primären Kopflappens mit dem unten befindlichen, aus den Coxopoditen gebildeten zungenförmigen Stücke verschmolzen ist. Ventral lassen sich noch die Palpen (*Plp*) erkennen, welche hier infolge der Verschmelzung ihrer Glieder eine einheitliche, zylindrische, zapfenartige Gestalt aufweisen. Medial von jeder Palpe und mit der Palpenbasis durch eine quere Linie noch in Verbindung stehend befindet sich ein kleines dreieckiges, mediad ein wenig gekrümmtes, unbewegliches Gebilde. Dieses Gebilde ist als der (topographisch, nicht morphologisch) distale Endteil jenes trapezoidalen, palpentragenden, durch Verschmelzung der modifizierten Trochanters und 1. Femoralgliedes des 2. Extremitätenpaares entstandenen, bei dem Weibchen noch gegen die Coxae beweglichen Stückes aufzufassen. Während nämlich der (topographisch) proximale, palpentragende Teil dieses Stückes mit den angrenzenden, dem Coxa angehörigen Partien des Gnathosoma verschmolzen hat, bleibt der distale Teil von dieser Verschmelzung, wie auch von der Verschmelzung des primären Kopflappens mit den Coxopoditen, unberührt, und ragt daher von dem knopfförmigen Gnathosoma frei hervor; ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit mit dem palpentragenden Teil wird, wie schon vorher bemerkt, noch durch die quere Verbindlungslinie angedeutet. Das ursprünglich durch Verschmelzung des Trochanters mit dem 1. Femoralglied des 2. Extremitätenpaares entstandene Stück ist also sekundär wieder, infolge der gewaltigen Umbildung und Rückbildung der distalen Teile des Gnathosoma, in zwei Teile zerlegt, die jedoch keineswegs morphologisch den soeben genannten zwei Gliedern entsprechen. Von den Borsten kann das ventrale Paar ohne Schwierigkeit mit dem entsprechenden beim Weibchen identifiziert werden; die beiden dorsalen Borstenpaare entsprechen dem proximal-dorsalen und dem proximal-lateralen Paar des weiblichen Gnathosoma, welches letztere Paar infolge der starken Reduktion dieses Abschnittes dorsad verschoben worden ist, sind also nicht, wie man dies vielleicht auf den ersten Blick anzunehmen geneigt wäre, mit den beiden distal-dorsalen Borstenpaaren des Weibchens zu vergleichen. Diese letzteren Borstenpaare, welche dem aus dem Trochanter und 1. Femoralglied bestehenden Stück angehören, sind bei dem Männchen, infolge der erheblichen Umbildung gerade dieses Teilstückes, völlig rückgebildet worden.

Die Mundbildung wird im allgemeinen unter den Acariden als wichtiger systematischer Charakter betrachtet. Weil die Mundbildung unserer Milbe von derjenigen des *Pediculoides ventricosus* (NEWP.), welche Art als Typus der Gattung *Pediculoides* aufgestellt worden ist — wie dies sofort durch einen Vergleich mit der von BRUCKER (1900, S. 387, Pl. XVIII, Figg. 6, 7) gegebenen Beschreibung und Abbildung ersichtlich wird — in recht hohem Masse und zudem in beiden Geschlechtern abweicht, dürfte die vorliegende Art füglich als Repräsentant einer besonderen Gattung betrachtet werden, für welche ich, um die jedenfalls nahe Verwandtschaft mit *Pediculoides* hervorzuheben, den an diesen erinnernden Namen *Pediculopsis* vorschlagen möchte.

B. Innere Morphologie.

5. Das Tracheensystem.

a. Das Tracheensystem von Pediculopsis graminum.

Wie in der Regel bei den Acariden besitzen die Larven von *Ped. graminum* noch keine Tracheen, sondern diese sind erst bei der Nymphe zur Ausbildung gelangt. Ihr Tracheensystem ist von ziemlich einfacher Gestaltung.

Die zwei Stigmen (*St.* Figg. 42, 46, 52) befinden sich vorn lateral am Proterosoma, je eins zwischen dem Gnathosoma und dem 1. Laufbeinpaare. Jedes Stigma führt zu einem bis über die Insertionsstelle des 2. Laufbeinpaares sich erstreckenden Tracheenstamm (*Tr. st.* Fig. 52), an dem man drei Abschnitte unterscheiden kann.

Der vorderste dieser Abschnitte, welcher etwas mehr als ein Drittel der Länge des ganzen Stammes beträgt, hat eine fast gleichmässig dicke, zylindrische Form und eine Weite, die etwa dem Durchmesser des Stigmas gleichkommt. Er steigt vom Stigma schwach in die Höhe hinauf und verläuft gleichzeitig nach hinten und etwas medianwärts. Am hinteren Ende wird er ziemlich plötzlich verengt und geht dann in den mittleren, unbedeutend kürzeren Abschnitt über, der ebenfalls eine gleichmässig dicke Form besitzt, dessen Weite aber kaum die Hälfte des ersten Abschnittes beträgt. Der mittlere Abschnitt, welcher den am höchsten, d. h. am meisten dorsal gelegenen Teil des ganzen Tracheenstammes bildet, verläuft zunächst in gleicher Richtung mit dem ersten Abschnitt, biegt sich dann in der Mitte sanft nach aussen und unten und setzt sich so in den dritten, hintersten Abschnitt fort, der etwa die Länge des mittleren hat und herabsteigend sich ziemlich gleichmässig nach hinten und unten zieht. An diesem dritten Abschnitt, der als Luftreservoir dienen mag, demnach als Luftkammer bezeichnet werden könnte, sind zwei Abteilungen zu bemerken. Die vordere, kürzere, bildet hinter der gedachten Verbindungslinie der Insertionspunkte des längsten proterosomalen Borstenpaares eine ovale Erweiterung, die etwa doppelt so weit als der erste Tracheenabschnitt ist, und geht dann in eine hintere, schmälere, röhrenförmige, distal allmählich erweiterte über. Von oben gesehen, bilden die beiden Tracheenstämme eine annähernd X-förmige Figur, deren beide Hälften sich jedoch in der Mitte nicht berühren.

Von dem etwas schräg abgeschnittenen Hinterende der Luftkammer gehen die feinen und sehr langen einzelnen Tracheenröhren (*Tr. r.* Fig. 52) aus. Diese laufen zunächst, mehr oder weniger dicht neben einander, in einem nach aussen und unten geschweiften Bogen vom Proterosoma in das Hysterosoma hinein, trennen sich aber nach kürzerem oder längerem Verlauf, so mitunter eine Verzweigung vortäuschend, erreichen in unregelmässigen Biegungen das Hinterende des Körpers und bilden hier noch vielfache Windungen. Diese Röhren sind, wie schon angedeutet, in ihrem ganzen Verlauf einfach, also stets unverästelt, und anastomosieren niemals untereinander. Lebende, in Glycerin eingetauchte, wie auch eben vor Hunger gestorbene Individuen, die durchsich-

tig geworden sind, geben ein ganz vorzügliches Bild des mit Luft gefüllten Tracheensystems. Auch an mit Kalilauge behandelten Objekten lässt sich der Verlauf des Tracheensystems recht gut beobachten. Ein Spiralfaden der Tracheenröhre war nur mit grösster Schwierigkeit und zwar erst durch sehr starke Vergrösserung zu erkennen; das Vorhandensein eines solchen steht jedoch ausser jedem Zweifel [1].

Die Zahl der Tracheenröhren wechselt nicht nur bei verschiedenen Nymphenindividuen, sondern auch an den beiden Tracheenstämmen desselben Individuums. Ich habe speziell in dieser Hinsicht 25 Nymphen untersucht, die sämtlich ihre Entwicklung bis zu diesem Stadium im Leibe desselben Muttertieres durchlaufen hatten, und gebe das Resultat in folgender Tabelle wieder, wo l die Anzahl der Tracheenröhren des linken und r die des rechten Tracheenstammes angibt. In einer dritten Reihe wird die Summe der Röhren beider Tracheenstämme und in einer vierten die Anzahl derjenigen Nymphen angeführt, welche die betreffende Kombination der linken und rechten Tracheenröhren aufwiesen.

l		*r*		Summe	Exx.	*l*		*r*		Summe	Exx.
4	+	1	=	5	1	5	+	3	=	8	2
2	+	4	=	6	1	**4**	+	**4**	=	8	**7**
4	+	2	=	6	1	5	+	4	=	9	2
3	+	4	=	7	3	**5**	+	**5**	=	10	**5**
4	+	3	=	7	1	6	+	4	=	10	2

Diese Tabelle zeigt zunächst, dass bei den 25 untersuchten Nymphen nicht weniger als 10 verschiedene Kombinationen auftraten, ferner dass die Anzahl der Röhren eines Trahheenstammes zwischen 1 und 6 wechselte, sowie dass auch die beiden Tracheenstämme desselben Individuums recht bedeutende Schwankungen aufweisen konnten; kaum die halbe Anzahl der Nymphen (durch fettgedruckte Ziffern hervorgehoben) besass an beiden Stämmen die gleiche Röhrenzahl. Am häufigsten traten an einem Stamme 4 Röhren auf (links bei 10, rechts bei 15 Individuen), dann 5 Röhren (links bei 9, rechts bei 5 Individuen). 6 Röhren kamen nur bei zwei Nymphen und zwar an dem linken

[1] Nach LEUCKART (1849, S. 254), WEISSENBORN (1887, S. 111), LANG (1888, S. 547) und KENNEL (1891, S. 26) sollen überhaupt die unverästelten Tracheen keinen Spiralfaden besitzen, eine Behauptung, die jedoch, was die Spinnen anbelangt, von MAC LEOD (1880) und neuerdings von LAMY (1902) widerlegt worden ist. Auch an den unverästelten Tracheen der Oribatide *Damaeus geniculatus* hat MICHAEL (1884 a, S. 176) eine spiralige Anordnung der Kutikula feststellen können, wenn es auch ihm nicht gelungen ist, den Spiralfaden selbst zu sehen. Bei *Ped. graminum* kommt der Spiralfaden, wie wir dies weiter unten sehen werden, an den vergrösserten Tracheenröhren der trächtigen, stark angeschwollenen Weibchen, sehr schön zum Vorschein. Andererseits finden sich auch hie und da verschiedene Modifikationen eines Spiralfadens, bezw. vikariierende Einrichtungen (vgl. LEUCKART 1849, ABENDROTH 1868, BERTKAU 1872, LAMY 1902, STSCHELKANOVTZEFF 1902 und THON 1905 a), wodurch bewiesen wird, dass dem Vorhandensein oder der Abwesenheit eines Spiralfadens in den Tracheen nicht, wie dies namentlich früher von vielen Seiten behauptet wurde, irgend welche verwandtschaftliche, bezw. phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen ist. — In diesem Zusammenhang mag bemerkt werden, dass die von WEISSENBORN (1887, S. 109) wiedergegebene Angabe DUJARDIN's (1845), dass überhaupt bei allen Milben mit scheerenförmigen Cheliceren verästelte Tracheen vorkommen würden, nicht stichhaltig ist, indem nach MICHAEL (1883, S. 17; 1884 a, S. 169) die Oribatiden und (1889, S. 14) *Uropoda krameri* ganz einfache, unverästelte Trachen haben.

Stamm vor. Die Minimalzahl von Röhren an beiden Stämmen zusammen war 5, die Maximalzahl 10 (bei im ganzen 7 Nymphen); durchschnittlich besass jede Nymphe etwa 8 Röhren.

Diese grosse Unregelmässigkeit bezüglich der Anzahl der Tracheenröhren ist schon an und für sich recht überraschend. Die bedeutenden Schwankungen könnten sogar die Vermutung erwecken, dass hier eine Tendenz zu allmählichem Verschwinden des Tracheensystems vorläge, wie eine solche bekanntlich in einigen Acaridenfamilien tatsächlich nachweisbar ist. Bei der vorliegenden Art ist ja übrigens das Tracheensystem im männlichen Geschlecht schon völlig eingebüsst worden, und es liesse sich vielleicht denken, dass eine Tendenz zur Rückbildung sich auch im weiblichen Geschlecht geltend machen würde. Dass tatsächlich auch die weiblichen Individuen und zwar namentlich die Nymphen eine recht beträchtliche Zeit ohne jede direkte Luftzufuhr leben können, habe ich vielfach konstatieren können. Ich erinnere an die in dem ökologischen Abschnitt dieser Arbeit (S. 14) erwähnten Versuche mit aus dem Mutterleib direkt ins Wasser ausgeschlüpften Nymphen. Wenn nun auch die oben aufgeworfene Annahme auf den ersten Blick vielleicht plausibel erscheinen mag. so stehen dennoch mit derselben im Widerspruch einige bei den Prosopa beobachtete, später zu erörternde Befunde.

Bei dem weiblichen Prosopon zeigt das Tracheensystem ein verschiedenes Verhalten, je nachdem das Tier trächtig ist oder nicht, weshalb wir die beiden Zustände getrennt betrachten wollen.

Bei dem nicht trächtigen Weibchen (Fig. 43, 53) unterscheidet sich das Tracheensystem nur wenig von demjenigen der Nymphe. So hat der erste Abschnitt des Tracheenstammes auf Kosten des mittleren eine geringe Längenzunahme erfahren. Von den Tracheenröhren, welche auch hier stets unverästelt sind und niemals anastomosieren, biegen sich in der Regel einige wenige (zumeist 2—3) sofort nach ihrem Austritt aus der Luftkammer nach vorn um, bilden im Proterosoma eine kürzere oder längere Schlinge und kehren dann nach hinten zurück, treten mit den übrigen Röhren in das Hysterosoma hinein und verlaufen hier in noch unregelmässigeren Buchten als bei der Nymphe bis zum Hinterende des Körpers, wo sie noch einige Windungen machen. Betreffs des Spiralfadens und der Endigung der Tracheenröhren gilt dasselbe, was oben für die Nymphe bemerkt wurde.

Auch bei dem Prosopon finden sich inbezug auf die Anzahl der Tracheenröhren bedeutende Schwankungen. Es sind in dieser Hinsicht wegen der relativ grossen Seltenheit des nicht trächtigen Weibchens nur wenige Individuen, im ganzen 7, von mir untersucht worden. Im folgenden wird für diese eine ähnliche tabellarische Zusammenstellung wie oben für die Nymphen gegeben.

l		*r*		Summe	Exx.	*l*		*r*		Summe	Exx.
3	+	4	=	7	1	6	+	6	=	12	2
4	+	5	=	9	1	6	+	7	=	13	1
5	+	5	=	10	1	7	+	8	=	15	1

Wie ersichtlich, fanden sich bei den sieben Individuen sechs verschiedene Kombinationen. Das Minimum von Röhren eines Tracheenstammes betrug hier 3, bezw. die Gesamtzahl eines Individuums 7, das Maximum resp. 8 und 15. Die Durchschnittszahl der Röhren eines jeden Individuums war 11. Am meisten auffallend ist der Umstand, dass von den 7 Individuen 4, also mehr als die Hälfte, eine grössere Anzahl von Tracheenröhren (12—15) besassen, als diejenigen Nymphen, welche unter sämtlichen 25 Exemplaren die höchste Zahl (10) erreichten. Ich habe nun allerdings nicht die Anzahl der Tracheenröhren eines und desselben Individuums als Nymphe und Prosopon gezählt — was übrigens schon deshalb mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist, weil die Zahl der überaus feinen Röhren an gesunden lebenden Tieren zumeist nicht mit absoluter Sicherheit festgestellt werden kann — habe also nicht direkt eine Zunahme der Anzahl von Tracheenröhren während der postembryonalen Entwicklung eines gegebenen Individuums beobachtet, allein die höhere Zahl dieser Röhren bei der Mehrzahl der Prosopa lässt uns dennoch vermuten, dass bei dem Übergang aus der Nymphe in das Prosopon ganz neue Röhren zur Ausbildung gelangen.

Wenn nun tatsächlich bei dieser Milbe eine Tendenz zur Rückbildung des Tracheensystems im weiblichen Geschlecht vorläge (vgl. oben), so wäre wohl eine weitere Entfaltung dieses Organsystems in einem folgenden Entwicklungsstadium zum mindesten sehr unerwartet, falls man nicht die Annahme machen wollte, dass die angebliche Tendenz zuerst im Nymphenstadium aufträte und sich bei dem Prosopon noch nicht in dem gleichen Masse geltend gemacht hätte, ein Entwicklungsgang, der jedoch erfahrungsgemäss eher in gerade entgegengesetzter Richtung verlaufen sollte. Vielleicht sind die genannten Befunde am ehesten dahin zu beurteilen, dass bei dieser Milbe die Ausbildung des Tracheensystems mit derjenigen der übrigen Organe (mit Ausschluss der Geschlechtsorgane) nicht den gleichen Schritt hält, sondern erst später zu voller Entfaltung gelangt. Zu Gunsten dieser Anschauung kann noch die Tatsache angeführt werden, dass auch bei anderen Acariden, und zwar bei den Oribatiden, welche ausser dem sechsfüssigen Larvenstadium drei Nymphenstadien haben, nach MICHAEL (1884 a, S. 187; 1888 a, S. 596) die Tracheen erst in dem Prosoponstadium zur Ausbildung kommt. Dass das Tracheensystem für die trächtigen Weibchen, oder sagen wir für die im Uterus desselben sich entwickelnde Brut, nicht ohne Bedeutung ist, weshalb eine Rückbildung der Respirationsorgane auch jeder Grundlage der Zweckmässigkeit entbehren würde, darauf deutet vielleicht der Umstand, dass bei diesen Weibchen die Tracheenröhren eine überaus gewaltige Vergrösserung erfahren.

Wie schon vorher bemerkt, ist bei dem vollgesogenen, sich zur Bruterzeugung bereitenden Weibchen meistens, d. h. wenn nur ein genügendes Vorrat von Nahrungsflüssigkeit ihm zu Gebote stand, das ganze Hysterosoma überaus enorm wurst- oder bläschenförmig aufgetrieben worden. Hand in Hand hiermit haben auch einige der inneren Organsysteme eine recht bedeutende Veränderung erlitten.

Was nun das Tracheensystem betrifft, so bleiben diejenigen Teile desselben, die sich in dem fortwährend gar nicht angeschwollenen Proterosoma befinden, also die beiden Tracheenstämme und die vorderen Teile jeder Tracheenröhre, ganz auf dem frühe-

ren Zustand stehen, d. h. von jeder Veränderung durchaus unberührt (wie in der Fig. 53). Sobald die Röhren aber in das angeschwollene Hysterosoma eingetreten sind, haben sie in jeder Hinsicht eine voluminöse, der enormen Vergrösserung des Hysterosoma entsprechenden Grössenzunahme bekommen, wie dies aus einem Vergleich der in den Figg. 53 und 54 abgebildeten Tracheenröhren, die bei ganz derselben Vergrösserung (mit Kamera) gezeichnet worden sind, sofort ersichtlich wird. Der hysterosomale Teil einer jeden Tracheenröhre wird oft 12—15 mal so weit als ihr proterosomaler Teil und drei mal so weit als der Durchmesser des vordersten Tracheenstammabschnittes; ihre Kutikularwand allein erreicht sogar eine Dicke, die den ganzen Durchmesser des proterosomalen Röhrenteils übertrifft. Die Längenzunahme der Tracheenröhren hält den gleichen Schritt, indem diese bis zum Ende des mitunter sogar über 17 mal verlängerten Hysterosoma reichen. Diese stark vergrösserten Röhren machen allerdings noch hie und da mehr oder weniger grosse Schlingen, im allgemeinen zeigen sie aber einen geraderen Verlauf als bei den nicht trächtigen Weibchen und einige von ihnen ziehen sich nicht selten straff der stark ausgedehnten, zarten Wand des Hysterosoma entlang, so derselben eine gewisse Stütze verleihend.

An den vergrösserten Röhrenteilen lässt sich ohne Schwierigkeit der Spiralfaden erkennen, welcher inzwischen nicht, wie sonst in der Regel an den Tracheen, dicht aufeinander folgende Windungen zeigt, sondern diese laufen recht weit von einander entfernt (*Sp. f.* Figg. 54, 55). Der Endteil der Tracheenröhren wird allmählich verjüngt und der Spiralfaden läuft in die Spitze aus (Fig. 54 b). Ausser dem zarten Spiralfaden zeigen die Wände dieser vergrösserten Tracheenröhren noch in ziemlich regelmässigen Abständen verhältnismässig starke, zirkulär verlaufende Chitinverdickungen oder Chitinringe, die auf Längsschnitten als transversale Balken erscheinen. Diese Chitinverdickungen, welche im frischen Zustande schwieriger zu bemerken sind [1], an Tracheenlängsschnitten dagegen sehr deutlich zum Vorschein kommen (Fig. 55 *Ch. r.*), stellen offenbar Stützeinrichtungen dar, um das Zusammenfallen der Röhrenwände zu verhüten, wozu der zarte und in sehr undichte Windungen ausgezogene Spiralfaden nicht zu genügen scheint. Meines Wissens ist bisher kein Fall bekannt, wo derartige, weit von einander entfernte Chitinleisten, und dazu gleichzeitig mit einem Spiralfaden in einer und derselben Röhre, vorkommen. Zur Frage nach der mutmasslichen Ursache dieser doppelten Stützeinrichtung werde ich später unten kommen (S. 55). Betreffs der Tracheenkapillaren und Tracheenendzellen kann ich vorläufig keine näheren Ausküufte geben.

Es entsteht nun die Frage, auf welche Weise die gewaltige Grössenzunahme der Tracheenröhren zustande gekommen ist. Man könnte sich vielleicht, da von einer vollständigen Neubildung des ganzen Tracheensystems nicht die Rede sein kann, weil ja

---

[1] Daher auch in der Fig. 54, die nach einer aus dem lebenden Tiere z. T. herauspräparierten und noch mit Luft erfüllten Tracheenröhre abgebildet worden ist, nicht eingezeichnet. Das verhältnismässig enge Lumen der Tracheenröhre in Fig. 55 im Vergleich zu dem Verhalten in Fig. 54 dürfte darauf beruhen, dass diese Röhren von Luft erfüllt waren, während in jener die Luft von dem Fixationsmittel verdrängt und die Röhre selbst etwas geschrumpft ist. Vielleicht steht damit in Verbindung das deutliche Auftreten der Chitinverdickungen gerade im letzteren Falle.

zwischen dem trächtigen und nicht trächtigen Zustand des weiblichen Prosopons keine Häutung stattfindet, fünf verschiedene Modi der Veränderung der hysterosomalen Röhrenteile denken.

1:o). Dass sie eine starke Quellung erfahren haben. Es ist aber schwierig zu verstehen, dass eine so gewaltige Quellung des Chitins [1] überhaupt möglich sei, wie auch wodurch sie bewirkt werden könnte; durch mit Alkalien angestellte Versuche konnte keine bemerkenswerte Quellung der Röhren hervorgerufen werden. Ausserdem würde hierdurch nicht die Entstehung der weiten Lumina erklärt werden.

2:o). Dass die Tracheenröhren so prall mit Luft gefüllt werden konnten, dass hierdurch allein eine so überaus starke Ausdehnung derselben veranlasst würde, ist aus mehreren Gründen kaum für möglich anzusehen. Erstens sind bei dieser Milbe ebensowenig wie bei den meisten anderen [2], ja bei den Arachnoiden überhaupt (vgl. BERTKAU 1872, S. 24; MÉGNIN 1876 a, S. 319. 1878, S. 435; PLATEAU 1886), respiratorische Bewegungen bemerkbar. Aber auch unter Voraussetzung einer noch so lebhaften respiratorischen Tätigkeit, lässt es sich kaum denken, dass ein so enorm starker, konstanter Luftstrom, wie er zu dem gewaltigen Aufblähen der langen Tracheenröhren nötig wäre, eingepumpt werden könnte, zumal von dem anfänglich zumeist flüssigen Inhalt des prall gefüllten Hysterosoma ja von aussen her auf die Tracheen ein erheblicher entgegengesetzter Druck ausgeübt wird

3:o). Es liesse sich vielleicht denken, dass durch die lebhaften physiologischen Prozesse, die nachweisbar Hand in Hand mit dem starken Erfüllen des Mitteldarmes mit Nahrungsflüssigkeit in Tätigkeit gerufen werden, und sich u. a. darin kundgeben, dass im Hysterosoma die einzelnen Zellenelemente gewisser Organe einen sehr mächtigen Zuwachs erfahren [3], Gase (Kohlensäure) in reichlicher Menge erzeugt würden, die von den Tracheenröhren aufgenommen und so, vorausgesetzt dass sie nicht in dem gleichen Masse durch die Stigmen entleert werden könnten, eine Ausdehnung der Röhren veranlassten. Das Tracheensystem würde demnach seine respiratorische Tätigkeit aufgeben und eine expiratorische Funktion übernehmen, während die Respiration durch die überaus dünn und zart gewordene Haut des gewaltig ausgedehnten Hysterosoma stattfände [4]. Auch wenn die Supposition einer reichlichen Gasabsonderung und der Auf-

---

[1] Dass diese Röhren eine chitinige Kutikula besitzen, war schon a priori zu erwarten; ich habe ausserdem ihren Chitingehalt durch die üblichen Methoden (Kochen mit konz. Schwefelsäure etc.) geprüft.

[2] Eine Ausnahme macht jedoch nach PAGENSTECHER (1861, S. 35), NORDENSKIÖLD (1906, S. 124) und BONNET (1907, S. 48) die Gattung *Ixodes*.

[3] Eine ähnliche Erscheinung findet auch bei den vollgesogenen *Ixodes*-Weibchen statt.

[4] DUJARDIN (1845) war der Meinung, dass die Tracheen bei allen Milben, welche überhaupt solche besitzen, eine exkretorische Funktion haben. Betreffs der Hydrachniden wurde eine ähnliche Ansicht namentlich von älteren Autoren ausgesprochen. Nach VAN VLEET (1896; 1897) und THOR (1903) ist aber bei den Hydrachniden, nach THOR auch bei einigen landbewohnenden Prostigmata, das Tracheensystem nach aussen geschlossen, d. h. steht nicht mit dem Stigma in offener Verbindung, wodurch nach NORDENSKIÖLD (1898, S. 15) die genannte Theorie von selbst verfällt. THOR sieht übrigens in dem Geschlossensein des Tracheensystems kein Hindernis für eine regelmässige Atmung (op. cit., p. 47). Bei *Pediculopsis* sind dagegen die Stigmen offen, wie ich dies beim Eintauchen der trächtigen Weibchen in Wasser oder Glycerin beobachtet habe.

nahme der Gase in die Tracheenröhren richtig wäre, so scheint es mir dennoch sehr fraglich, dass diese Gase allein imstande seien, die enorme Ausdehnung der Röhren hervorzurufen. Infolge der hierdurch, bezw. nach Mom. 2 durch den Luftdruck, entstandenen Spannung müssten die Kutikularwände der Röhren ausserordentlich dünn werden, was aber gar nicht der Fall ist; im Gegenteil sind sie vielfach dicker geworden. Dieses Dickenwachstum liesse sich aber ungezwungen durch die Annahme erklären, dass die trachealen Matrixzellen, welche — wie ich dies an gefärbten Schnittpräparaten habe konstatieren können — in Übereinstimmung mit den Zellenelementen des Mitteldarmes eine sehr erhebliche Grössenzunahme erfahren haben und demgemäss mutmasslich in rege physiologische Tätigkeit geraten sind, auf die ausgedehnte alte Wand neue Chitinsubstanz ablagern.

4:o). Eine eventuelle Annahme, dass eine Auflösung und Hand in Hand damit eine Regeneration, bezw. Neubildung der Kutikularwand in vergrössertem Umfange stattgefunden hätte, erscheint wenig wahrscheinlich. Erstens, weil eine Auflösung der Chitinsubstanz wohl a priori nicht zu erwarten ist. Zweitens weil die Matrixzellen kaum gleichzeitig eine auflösende und neubildende Tätigkeit ausüben können. Drittens weil durch die betreffende Annahme jedenfalls das von dem normalen Typus (mit dichten Windungen) durchaus abweichende Verhalten des Spiralfadens unerklärt bliebe, denn es gibt wohl keinen Grund, weshalb nicht bei einem vollständig neuem Aufbau der Kutikularwände wieder der normale Bau zur Geltung käme. Das Verhalten des Spiralfadens scheint vielmehr entschieden darauf hinzudeuten, dass eine nach allen Richtungen sich vollziehende Ausdehnung einer vorher engeren und kürzeren, normal mit dichtgewundenem Spiralfaden versehenen Röhre tatsächlich stattgefunden hat.

5:o). Wenn wir nun die oben gemachten Suppositionen zur Erklärung dieser Ausdehnung nicht gutheissen können, auf welche Weise ist sie denn zu stande gekommen? Es wurde soeben bemerkt, dass die überaus reichliche Zufuhr von Nahrungsflüssigkeit u. a. einen sehr beträchtlichen Zuwachs der trachealen Matrixzellen herbeiführte. Es scheint mir nun sehr wahrscheinlich, dass eben diese Grössenzunahme der Epithelzellen, welche die Tracheenröhren rings umschliessen, je eine entsprechende Streckung und Spannung der darunter liegenden Kutikulapartie bewirkte, was gerade eine mit dem Zuwachs der Zellenelemente gleichen Schritt haltende Ausdehnung der Röhre hervorrief. Der Spiralfaden folgte dieser Ausdehnung und erhielt dadurch seinen abweichenden Verlauf. Die ganze Kutikula wurde dann durch die neuerregte Tätigkeit der Matrixzellen. wie schon oben (vgl. Mom. 3) hervorgehoben, verstärkt und verdickt. Der alte, nunmehr in stark ausgezogenen Windungen verlaufende und im Verhältnis zu der Röhrenweite sehr feine Spiralfaden dürfte jetzt seine stützende Fähigkeit im wesentlichen eingebüsst haben. Das neue, vor dem Grössenzuwachs der Tracheen nicht vorhandene, in Form von Chitinringen auftretende Stützgerüst dürfte nun nebst der überhaupt verdickten Kutikula von den vergrösserten Matrixzellen ausgeschieden worden sein. Der Abstand zwischen den betreffenden Chitinbalken steht vielleicht in Beziehung zu der Grösse der einzelnen Matrixzellen. Wenn wir also aller Wahrscheinlichkeit nach in der von der Grössenzunahme der Matrixzellen bedingten Streckung

der trachealen Kutikularwand die tatsächliche *causa efficiens* der Vergrösserung der hysterosomalen Teile der Tracheenröhren zu erblicken haben, dürften wir andererseits ungezwungen annehmen können, dass diese ansehnliche Erweiterung der Röhrenlumina, die natürlich eine Verdünnung der eingeschlossenen Luft (Gase) mitbrachte, rein mechanisch ein entsprechendes, allmähliches Einziehen von Luft durch die Stigmen und Tracheenstämme zur Folge hatte. Wir würden demnach nicht zu der im Mom. 3 gemachten Annahme einer überaus reichlichen Gasabsonderung und eines Überganges von der respiratorischen zu der ausschliesslich expiratorischen Tätigkeit des Tracheensystems ergreifen müssen.

Die Matrixzellen der vergrösserten Tracheenröhren haben einen recht ausgedehnten Umfang und besitzen einen ziemlich grossen, ovalen, mehr oder weniger stark flach gedrückten Kern mit körnig verteiltem Chromatin.

Wie schon vorher erwähnt, entbehrt das Männchen unserer Milbe jeder Spur eines Tracheensystems. Dass übrigens ein solches auch bei ihm ehemals vorhanden gewesen ist, unterliegt keinem Zweifel. Dafür spricht u. a. der Umstand, dass bei einem Männchen des nahe verwandten *Pediculoides ventricosus* noch die Stigmen und die dorsalen Luftreservoire des sonst durchaus rückgebildeten Tracheensystems von BRUCKER (1900, S. 392) beobachtet worden sind.

b. Das Tracheensystem der Acariden in seiner Beziehung zu den Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden und zu der Limulus-Theorie.

Das Tracheensystem der Acariden ist seitens der Morphologen, und zwar namentlich wenn es sich um einen Vergleich desselben mit den Respirationsorganen der übrigen Arachnoidengruppen, bezw. mit denen der Ateloceraten (Myriapoden und Insekten) handelte, vielfach Gegenstand weitläufiger Erörterungen und Kontroversen gewesen.

Bei der Beurteilung der Frage nach der Homologie der Tracheen in den verschiedenen Arthropodengruppen haben sich bekanntlich im allgemeinen zwei grundverschiedene, prinzipiell entgegengesetzte Anschauungen geltend gemacht. Während nach der einen, älteren, aber noch von einigen Autoren verfochtenen, die Tracheen sämtlicher „Tracheaten", sie mögen nun „auf Oberflächenvergrösserung respiratorischer Hautstellen" (HATSCHEK 1877, S. 135) oder auf „simple pits of ectoderm in a diploblastic animal" (SEDGWICK 1884) zurückzuführen oder von den Nephridien (Segmentalorganen) der Ringelwürmer (BÜTSCHLI 1870, SEMPER 1874, MAYER 1875), von ursprünglich diffus zerstreuten Hautdrüsen (MOSELEY 1874, HUTTON 1876, PALMÉN 1877, WEISSENBORN 1887, LANG 1888, KENNEL 1891, HAECKEL 1896 u. A.), bezw. von den segmental angeordne-

ten Borstendrüsen [1] („acicular glands") primitiver Chaetopoden (BERNARD 1892 b, 1892 c, 1893 a, 1896) abzuleiten sein, als homologe Gebilde zu betrachten seien, haben nach der anderen, hauptsächlich erst in den letzten Dezennien hervorgetretenen, die Respirationsorgane der Arachnoiden, sei es dass sie primär in Form von „Lungen" oder sekundär als Tracheen auftreten, mit denen der übrigen tracheenführenden Arthropoden morphogenetisch nichts zu tun, sondern sind — wie dies schon von MILNE-EDWARDS (1873) bezüglich der Skorpionenlungen vermutet und dann zuerst namentlich von RAY-LANKESTER (1881) nachdrücklich hervorgehoben wurde — ursprünglich auf modifizierte, an der hinteren Wand opisthosomaler Extremitäten getragene Kiemen, etwa wie sie noch unter den rezenten Formen *Limulus* aufweist, zurückzuführen.

Im folgenden sollen diese beiden Anschauungen, sowie einzelne, in einer oder anderer Hinsicht von denselben abweichende Auffassungen, insofern sie sich auf die Frage nach der Morphogenese der Acaridentracheen beziehen oder etwa zu ihrer Beleuchtung beitragen können, besprochen und zugleich ein Versuch gemacht werden, ein Kriterium zur Beurteilung der betreffenden Frage zu gewinnen, wobei u. a. darauf Rücksicht genommen werden muss, inwieweit die Tracheen der Acariden mit denen der übrigen Arachnoiden überhaupt homolog sind.

Zunächst möchte ich zur Orientierung in aller Kürze die Zahl und Lage der Stigmen bei den Acariden erwähnen. Neuerdings hat OUDEMANS (1906 a; vgl. auch 1906 f) eine Zusammenstellung dieser Merkmale gegeben und zugleich die betreffenden Unterschiede als Einteilungsgrund für eine neue Klassifizierung der Milben verwertet. Wenn ich hier im wesentlichen, mit einigen Korrektionen, seiner Darstellung folge, geschieht dies mit der Bemerkung, dass ich damit keineswegs seine Klassifizierung in jeder Hinsicht annehmen kann oder unbedingt mit seinen phylogenetischen Spekulationen einverstanden bin [2].

Soweit unsere bisherigen Erfahrungen reichen, finden sich bei denjenigen Milben, die überhaupt ein Tracheensystem besitzen [3], entweder eins [1], zwei, vier [4] oder acht Stigmen.

---

[1] Nach BERNARD sollen die Tracheen der Myriapoden und Hexapoden „from the acicular glands of dorsal parapodia", die der Arachnoiden „from the setiparous glands of the ventral parapodia" (1893 a, S. 28), diejenigen des *Peripatus* dagegen „from ordinary setiparous, not from acicular, glands" (1892 b, S. 518) hervorgegangen sein.

[2] So scheint es mir keineswegs gerechtfertigt zu sein, der Gruppe der Acariden einen dem Gesamtkomplex aller übrigen Arachnoiden gleichwertigen Rang einer Klasse zuzuerkennen, wie dies OUDEMANS (vgl. auch 1885) und einige andere Autoren (HALLER 1881 a, CANESTRINI 1890 b, 1891, 1892 und SUPINO 1895) tun; vgl. auch KENNEL (1891, S. 34). Auch bin ich mit CANESTRINI (1891, S. 699; 1892, S. 561), TROUESSART (1892, S. 30) und MICHAEL (1901, S. 31) der Ansicht, dass durch eine ausschliesslich auf das Verhalten der Respirationsorgane sich basierende Klassifizierung, wie wir dies später sehen werden, die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Gruppen keineswegs überall zum richtigen Ausdruck kommt. Aus Zweckmässigkeitsgründen werde ich indessen vorläufig die Termini OUDEMAN's anwenden.

[3] In der älteren Litteratur finden sich vielfach irrige Angaben über das Vorhandensein vermeintlicher Stigmen, Tracheen und Luftsäcke etc. bei Milben, die tatsächlich jeder spezifischen Respirationsorgane entbehren, so von TURPIN (1837, S. 672) und PAGENSTECHER (1861 b, S. 122) für gewisse Tyroglyphinen, FÜRSTENBERG (1861, S. 192) und MÉGNIN (1886, S. 1276; 1895, S. 231—232) für Sarcoptiden (vgl. hierzu NALEPA 1884, S. 205 und MICHAEL 1901, S. 118) und CLAPARÈDE (1869, S. 512) für *Hoplophora*. Auch werden für Mil-

Wenn nur ein Stigma vorhanden ist, so ist dies offenbar durch Verschmelzung zweier einander median genäherter Stigmen entstanden; wir werden später zu diesem Fall zurückkommen.

Die weitaus grösste Mehrzahl der tracheenführenden Acariden besitzt zwei Stigmen, d. h. ein Stigmapaar, das jedoch in verschiedenen Milbengruppen eine recht verschiedene Lage einnimmt, wenn es auch stets dem Prosoma zugehört und in der Regel auf dessen Ventralfläche steht. Das einzige Stigmapaar befindet sich:

1) hinter dem 4. Beinpaare:[1] *Metastigmata*[2] CAN., OUD. (*Argasidae* und *Ixodidae*).

2) zwischen dem 3. und 4. Beinpaare: *Mesostigmata* CAN., OUD. (Hierzu rechnet OUDEMANS folgende Familien: *Parasitidae, Laelaptidae, Iphidopsidae, Dermanyssidae, Halarachnidae, Spinturnicidae, Celaenopsidae, Rhodacaridae, Metaparasitidae, Epicriidae, Ascaidae*[3], *Antennophoridae, Heterozerconidae, Spelaeorrhynchidae*).

3) zwischen dem 2. und 3. Beinpaare: *Parastigmata* OUD. (*Uropodidae*)[4].

4) zwischen den Coxae des 2. Extremitätenpaares („Pedipalpen", „Maxillen") und dem 1. Laufbeinpaare: *Heterostigmata* BERLESE 1897, 1899, 1900; OUD. 1906 b (= *Trachelostigmata* OUD. 1906 a, 1906 f) (*Tarsonemidae*, zu denen auch *Pediculopsis* und Verwandte als Unterfamilie gehören; BERLESE (1899, S. 318; 1900 S. 240[5]) hat für diese eine eigene Familie errichtet).

ben, die ein Tracheensystem besitzen, die Zahl und Lage der Stigmen nicht selten unrichtig angegeben, wie von FUMOUZE & ROBIN (1867, S. 566) für *Cheyletus*, DONNADIEU (1875, S. 58 62, Taf. II, Fig. 14, Taf. V, Fig. 47, Taf. VI, Fig. 58, Taf. IX, Fig. 72 und Taf. X, Fig. 79) für Tetranychen; ich erinnere ferner an die frühere falsche Auffassung der sog. Pseudostigmata der Oribatiden, betreffs welcher MICHAEL (1883, S. 16, 20; 1884 a, S. 168, 176, 187 ff.) nachgewiesen hat, dass sie keineswegs zum Tracheensystem in Beziehung stehen.

[4] (Gehört zur Seite 57) Das Vorhandensein nur eines, medianen Stigma wird nicht von OUDEMANS erwähnt, ebensowenig wie die Tatsache, dass mitunter (bei *Holothyrus*) vier Stigmen vorkommen können.

[1] „also zwischen dem 6. und 7. postoralen Segment" fügt OUDEMANS hinzu. Nach HEYMONS (1901, S. 139—141) sollen die betreffenden Segmente jedoch tatsächlich das 7. und 8. postorale darstellen. OUDEMANS verlegt übrigens die Stigmen immer zwischen je zwei angrenzende Segmente. Wenn auch ein Stigma hinter einem Beine, bezw. zwischen zwei Beinen steht (in der Regel zugleich etwas lateral), so wird dadurch noch keineswegs bewiesen, dass dasselbe sich auch zwischen zwei Segmenten befindet und nicht etwa ausschliesslich im Bereiche eines gewissen Segmentes liegt. Was speziell die *Ixodidae* betrifft, so gehört das Stigmapaar angeblich dem Segment des 4. Beinpaares an. Wegen der zumeist verwischten Körpergliederung der Milben und mit Rücksicht darauf, dass ihre Stigmen, wie auch das Tracheensystem überhaupt, erst spät, in der postembryonalen Periode, zur Ausbildung gelangen, weshalb die Embryonalentwicklung keine Anhaltspunkte in betreffender Hinsicht liefert, ist es überhaupt recht schwierig, die Lage der Acaridenstigmen genau topographisch festzustellen. Für unseren gegenwärtigen Zweck kommt es übrigens nicht darauf an, die prezise Zugehörigkeit der Stigmen zu einem gegebenen Segment zu erforschen, sondern es genügt hier einen Überblick über die ungefähre topographische Lage der Stigmen zu erhalten.

[2] In OUDEMAN's Aufsatz (1906 a, S. 635) steht, offenbar infolge eines Druckfehlers, Mesostigmata.

[3] Bei OUDEMANS (l. c., p. 636) steht infolge eines Druckfehlers *Acaridae*.

[4] OUDEMANS rechnet zu den *Parastigmata* auch die *Holothyridae*, bei denen jedoch nach der Entdeckung THON's (1905 a) zwei Stigmenpaare vorkommen, weshalb ich diese Familie getrennt erwähne. Ob das Vorhandensein eines zweiten Stigmapaares von so grosser prinzipieller Bedeutung ist, wie dies THON meint (vgl. S. 59), mag jedoch dahin gestellt werden. Die hier vorgenommene Abtrennung der *Holothyridae* geschieht hauptsächlich um einen klareren Überblick über die Zahl und Lage der Stigmen bei den verschiedenen Gruppen zu gewinnen.

[5] In BERLESE's Arbeit steht unrichtig 340.

5) zwischen den Cheliceren und dem 2. Extremitätenpaare (Pedipalpen): *Stomatostigmata* OUD. (*Labidostomidae*) [1].

6) vor den Cheliceren, scheinbar dorsal (jedoch als auf einer ursprünglich ventral gelegenen Stelle angelegt zu betrachten): *Prostigmata* KRAM., CAN. pr. p., OUD. (Hierzu gehören nach OUDEMANS „die Subordines *Bdellides* [2], *Thrombidiides*, *Hydrarachnides* und *Halacarides*, jeder mit zahlreichen Familien. Die letzteren besitzen keine Tracheen mehr und nur rudimentäre Stigmen").

Zu den *Prostigmata* werden auch diejenigen Milben (Tetranychen) gezählt, die im Gegensatz zu DONNADIEU's (1875) irriger Behauptung (vgl. oben, S. 58 Fussnote) nach den übereinstimmenden Angaben von CLAPAREDE (1869), VOSS (1876) und HANSTEIN (1901) nur ein medianes, nach dem letztgenannten Autor (l. c., p. 106) „unterhalb des vorderen Körperrandes (Epistom), oberhalb der Mandibeln [Cheliceren] in der diese bedeckenden Hautduplikatur gelegenes Stigma" besitzen.

Vier Stigmen, d. h. 2 Paare, sind bisher mit Sicherheit nur bei *Holothyrus* angetroffen worden [3]. Das vordere Paar, welches zu gewöhnlichen Tracheen führt, steht oberhalb der Coxae des 3. Beinpaares, also annähernd auf derselben Stelle wie bei den *Uropodidae*, weshalb auch die *Holothyridae* von OUDEMANS mit dieser Familie zu den *Parastigmata* (vgl. oben) gezählt wurden. Das zweite, neuerdings von THON (1905 a) entdeckte Stigmapaar, welches von OUDEMANS nicht erwähnt wird, liegt eine Strecke hinter dem zuerst genannten Stigmapaar und führt in ein eigenartiges, umfangreiches Luftorgan, welches sonst unter den Acariden und Arachnoiden überhaupt kein Analogon hat, weshalb THON (vgl. auch 1906) für *Holothyrus* sogar eine neue Acaridenordnung, *Holothyrida*, errichten will.

Acht prosomale Stigmen finden sich nur bei den *Cryptostigmata* CAN., OUD. (*Oribatidae, Nothridae, Hoplophoridae*), unter denen jedoch auch einzelne tracheenlose Formen vorkommen. Die *Cryptostigmata* haben ihre Stigmen an den Insertionsstellen („acetabula") der vier Laufbeinpaare.

Sämtliche übrigen echten Acariden entbehren eines Tracheensystems und der Stigmen [4].

---

[1] Vgl. auch OUDEMANS (1906 c, S. 38).

[2] Die von OUDEMANS (1906 c) entdeckten sog. Genitaltracheen der Bdellide *Cyta latirostris* (HERM.) besitzen angeblich keine eigentlichen Stigmen; auch konnten irgend welche Öffnungen derselben vorläufig nicht konstatiert werden.

[3] DONNADIEU's (1875, S. 60) Angabe, dass bei *Tenuipalpus palmatus* vier an den Seiten des Prosoma gelegene Stigmen vorkommen sollen, können wir kein Zutrauen schenken, weil seine Bemerkungen über das Tracheensystem der Tetranychen, wie dies u. A. HANSTEIN (1901, S. 78—80, 106) und TRÄGARDH (1904, S. 19) hervorgehoben haben, in vielen Fällen durchaus unrichtig sind, weshalb man gezwungen ist, überhaupt seine diesbezüglichen Angaben zu ignorieren.

[4] Nach KRAMER (1881 a, S. 436, 438) ist bei *Glycyphagus ornatus* „zwischen den Hüften des ersten und zweiten Fusses eine längliche Oeffnung an der Körperseite vorhanden, über welche eine gegabelte und zweizeilig gefiederte Borste sich ausbreitet", welche Öffnung er „für Athemorgane" anspricht. Bei *Glycyphagus spinipes* und *G. domesticus* beschreibt MÉGNIN (1886) ähnliche Gebilde, welche von ihm als Stigmen aufgefasst werden. OUDEMANS (1901, S. 83) hat ebenfalls bei *Glycyphagus* „the characteristic bifurcated and feathered hair and the oblong pseudostigma between the coxae 1 and 2" beobachtet, stellt aber (1903, S. 17) zumal nach ihm gar keine Öffnung vorhanden ist, die Stigmennatur dieses Gebildes in Abrede. MICHAEL

Vier Stigmenpaare, jedoch nicht ventrale prosomale, wie bei den *Cryptostigmata*, sondern dorsale opisthosomale, und zwar im 1., 2., 3., und 4. Opisthosomalsegment [1], besitzen die *Notostigmata*, deren Zugehörigkeit zu den Acariden, wie schon vorher bemerkt (vgl. oben, S. 38, Fussnote 3), mir noch fraglich erscheint und auch von Oudemans (1906 a; 1906 f) angezweifelt wird, weshalb ich die *Notostigmata* vorläufig nicht zu den eigentlichen Acariden rechne.

Sämtliche übrigen Arachnoidenabteilungen, welche spezifische Respirationsorgane („Lungen" oder Tracheen) besitzen, haben bekanntlich ihre Stigmen, deren Zahl zwischen 1 und 4 Paaren wechselt, ausschliesslich ventral am Opisthosoma, mit Ausnahme allein der Solifugen, welche ausser den im 3. und 4. Opisthosomalsegment gelegenen Stigmenpaaren und dem im 5. Opisthosomalsegment befindlichen medianen Stigma [2], noch ein prosomales, im Segment des 2. Gangbeinpaares liegendes Stigmapaar aufweisen [3].

Eben das Vorhandensein eines prosomalen Stigmapaares bei den Solifugen, sowie der ausgesprochene Gegensatz inbezug auf die Lage der Stigmen (prosomale—opisthosomale) zwischen den Acariden und den übrigen Arachnoiden [4], haben nun zu vielen Auseinandersetzungen und Divergenzen unter den Morphologen Anlass gegeben. Nicht

---

(1886 b, S. 274, 278) hat bei *G. platygaster* nur das betreffende Haar, dagegen kein stigmenähnliches Gebilde gesehen. Niemals sind irgend welche Andeutungen von Tracheen beobachtet worden. Nach Michael (1901, S 118) „it appears to be certain that neither these creatures nor any other known members of the family possess any tracheae or air-sacks". Vielleicht ist das genannte, schlitzförmige Gebilde als ein „lyriform organ" zu betrachten.

[1] Wenn With's (1904) Interpretierung der opisthosomalen Körpersegmente dieser Milben richtig ist. Mit Hinblick auf die Vorwärtsverschiebung der Genitalöffnung erscheint es mir aber möglich, dass — wie bei einigen anderen Arachnoidengruppen (*Scorpiones*, *Solifugae*, *Opiliones*) — das Praegenitalsegment rückgebildet worden ist.

[2] Nach Bernard (1896, S. 371) befinden sich die genannten Stigmen resp. im 2., 3. und 4. Opisthosomalsegment, was ja auch bei den ausgewachsenen Tieren der Fall zu sein scheint. Börner (1902 a, S. 453), der das Fehlen des praegenitalen Segmentes an den ausgewachsenen Solifugen hervorhebt, glaubt, „dass es — ähnlich wie beim Scorpion — bereits im Embryo rückgebildet worden ist", mit Rücksicht worauf er auch in seiner Tabelle zum Vergleich der Körpersegmente der Chelicerata (S. 456–457) die betreffenden Stigmen zu dem 3., 4 und 5. Opisthosomalsegment verlegt. Von Heymons (1905, S, 433) ist neuerdings nachgewiesen worden, dass sie embryonal tatsächlich an diesen Segmenten angelegt werden. — Das hinterste, mediane Stigma, welches schon von Kittary (1848, S. 343, 345) entdeckt, lange Zeit darnach aber übersehen worden war, bis Hansen (1893, S. 181—182) wieder das Vorhandensein desselben hervorhob, soll nach Bernard (l. c.) der Gattung *Rhax* fehlen, ist aber von Hansen (l. c.) auch bei einer Art dieser Gattung gefunden worden. Dass dieses Stigma „aus einem Paar durch Verschmelzung entstanden sein dürfte" (Börner, l. c., p. 453, Fussnote 35), war ja a priori zu erwarten; nach Heymons (l. c.) wird dasselbe bei dem Embryo von *Galeodes caspius* Bir. in der Tat paarig angelegt.

[3] Weissenborn gibt (1887, S. 117) irrig an, dass die Solpugiden „die einzigen Arachniden" seien, „welche überhaupt thorakale Stigmen aufzuweisen haben", was als ein Indizium des ursprünglichen Verhaltens des prosomalen Stigmapaares dieser Gruppe betrachtet wird. Er vergisst indessen, dass gerade die sehr abgeleiteten Acariden prosomale Stigmen besitzen, was ihm auch nicht unbekannt war (vgl. l. c., p. 108, 109). Als Argument gegen die *Limulus*-Theorie führt er ferner an, dass „dann das Auftreten thorakaler Stigmen und Tracheen nur als eine schwer erklärliche Neubildung angesehen werden muss" (S. 114). Aber S. 109 spricht er sich selbst betreffs der dorsal an der Basis der Cheliceren gelegenen Stigmen der Prostigmata ganz widersprechend dahin aus, dass diese Lage „muss jedoch als eine sekundäre bezeichnet werden und die von ihnen entspringenden T r a c h e e n s i n d a l s e i n e N e u b i l d u n g z u b e t r a c h t e n" (von mir gesperrt), wodurch er selbst sein soeben angeführtes Argument völlig entkräftet.

[4] In seinem Lehrbuch (1902, S. 421) gibt B. Haller an, dass bei den Arachnoiden die Stigmen „stets" (!) ventralwärts am Abdomen liegen.

selten, so von WEISSENBORN (1887, S. 114), BERNARD (1892 b, S. 519), HERTWIG (1907, S. 458) u. A., sind die genannten Verhältnisse als Indizien gegen die „*Limulus*-Theorie" angeführt worden. Wir wollen nun zu einer näheren Prüfung der oben erwähnten verschiedenen Anschauungen übergehen und nachsehen, inwieweit dieser Einwurf, insofern er die Acariden betrifft, sich tatsächlich als Argument gegen die genannte Theorie anwenden lässt.

Der Umstand, dass innerhalb der Arachnoiden, obwohl in verschiedenen Gruppen, Stigmen sowohl im Prosoma als auch im Opisthosoma, und zwar in den beiden Körperabschnitten in mehreren verschiedenen Segmenten, auftreten, könnte auf den ersten Blick dafür sprechen, dass die Arachnoiden zunächst von Formen mit homonom segmentiertem Körper und regelmässig segmental angeordneten Tracheen, bezw. mit Gebilden, von denen die Tracheen hervorgegangen sind, abstammen würden. Auf die Anhänger der Auffassung, dass die Tracheen überall homologe Gebilde seien, könnte die genannte Tatsache sogar einen fascinierenden Eindruck machen. Die verschiedene Lage der Stigmen, — im Prosoma und Opisthosoma —, bei den Acariden und den übrigen Arachnoiden, liesse sich einfach durch die Annahme erklären, dass bei jenen sämtliche opisthosomalen Stigmen rückgebildet worden wären, einige oder sogar nur ein einziges, prosomales Stigmenpaar sich dagegen als Erbteil von den polystigmaten, homonom segmentierten Ahnen erhalten hätten, während dagegen bei den übrigen Gruppen (mit Ausnahme allein der Solifugen, bei denen auch ein prosomales Stigmapaar sich erhalten hätte) die prosomalen Stigmen eingebüsst worden wären und nur opisthosomale (4—1) Stigmenpaare persistierten. Die Tracheenlungen wären dann, wie dies schon LEUCKART (1849) hervorhob, eine sekundäre Modifikation der Tracheen [1]. Wenn man an einer strengen Homologie der Tracheen in den verschiedenen Arthropodenklassen festhält, so ist diese Anschauung wohl die einzig mögliche, und sie ist in der Tat, namentlich in älterer Zeit, bekanntlich von mehreren Autoren mehr oder wenig nachdrücklich hervorgehoben worden. Demgemäss werden die Arachnoiden zumeist in mehr oder weniger enge phylogenetische Beziehung mit den Ateloceraten gebracht, wie dies ja schon durch die noch in mehreren zoologischen Lehr- und Handbüchern beibehaltene Einreihung der Arachnoiden unter die „Tracheaten" zum Ausdruck kommt, oder auch werden sie, so von BERNARD (1896, S. 404), unabhängig von den übrigen Arthropodenklassen direkt von annelidenähnlichen Ahnen hergeleitet.

Es liegt nicht innerhalb des Rahmens vorliegender Arbeit, auf eine Prüfung aller derjenigen Gründe einzugehen, die von verschiedenen Forschern zur Verteidigung der Auffassung einer monophyletischen Abstammung der „Tracheaten" angeführt worden sind, zumal viele Autoren namentlich in neuerer Zeit dieselben schon mehr oder weniger energisch zurückgewiesen haben, sondern ich beschränke mich auf eine Besprechung der

[1] Die Homologie der Arachnoiden-Lungen und Tracheen wurde auch von BLANCHARD (1849, S. 346) erkannt. Sein Ausspruch „le trachée n'est que le poumon qui s'allonge" soll aber nicht, wie dies WEISSENBORN (1887, S. 112) tut, damit übersetzt werden, dass „die Lunge nur eine Trachee ist, welche sich verkürzt".

Respirationsorgane, wobei zunächst nur diejenigen der übrigen Arachnoiden und erst später die Tracheen der Acariden berücksichtigt werden sollen.

Die hauptsächlichsten auf das Tracheensystem sich beziehenden Argumente, welche für die angeblich monophyletische Abstammung der Tracheaten, bezw. für die Homophylie der Tracheen, sprechen würden, sind 1) eben das Vorkommen an und für sich von Tracheen bei sämtlichen „Tracheaten"-Gruppen und 2) die Ähnlichkeit im Bau und Struktur der Tracheen in den verschiedenen Gruppen.

Ich kann mich nicht des Eindruckes erwähren, dass das erste Argument ein aprioristisches, also gar kein Argument ist, das bei einer vorurteilfreien Erwägung nicht vorgebracht werden sollte, weil es ebenso wenig eine Schlussfolgerung gestattet, wie das Vorhandensein einer Flosse bei den Walen etwa die Zugehörigkeit dieser Tiere zu den Fischen beweist. Die Bedeutung des genannten Argumentes wird ja übrigens schon dadurch geschwächt, dass auch unter den Crustaceen (Onisciden), Tracheengebilde vorkommen, welche, wie dies Kingsley (1894, S. 25) nachdrücklich hervorgehoben hat „cannot be regarded by the strongest advocate of the naturalness of the „Tracheates" as homologous (*i. e.*, homogenous) with those of the Hexapods".

Was die anatomische und histologische Ähnlichkeit zwischen den Tracheen der Arachnoiden und Ateloceraten betrifft, so ist sie nach Mac Leod (1882; 1884 b), welcher gerade diesen Verhältnissen eingehende Untersuchungen gewidmet hat, überhaupt übertrieben worden. Derselbe Autor macht zudem auf mehrere strukturelle Unterschiede aufmerksam, deren Bedeutung Lamy (1902, S. 250—251) inzwischen zu verringern sich bemüht. Der Übereinstimmung in dem Auftreten eines Spiralfadens ist nicht selten ein grosses Gewicht beigemessen worden. Andererseits ist vielfach hervorgehoben worden, dass es sich hier keineswegs um homologe, sondern nur um analoge Gebilde, lediglich um eine mechanische Einrichtung zur Verstärkung der Intima der Tracheenröhren handelt, was ja überdies aus der Tatsache erhellt, dass — wie dies u. A. Gegenbaur (1878, S. 303) ausdrücklich bemerkt — ganz ähnliche Einrichtungen auch anderswo, „an den Ausführgängen vieler Drüsenapparate der Tracheaten", ja sogar im Pflanzenreich auftreten (vgl. auch Ray Lankester 1904 a, S. 562). Übrigens ist der Spiralfaden nicht immer eine Kutikulabildung, sondern kann bisweilen, wie an den Ausführgängen der Speicheldrüsen von *Ixodes,* auch epithelialer Herkunft sein (vgl. Nordenskiöld 1905, S. 483; 1908, S. 649). Dass der Spiralfaden mitunter von vikariierenden Einrichtungen vertreten werden kann, wurde schon vorher (S. 50 Fussnote) bemerkt. Die jedenfalls nicht geringe strukturelle Ähnlichkeit der Tracheen bei den Arachnoiden und Ateloceraten wird immerhin mit Rücksicht darauf, dass sie doch stets ektodermalen Ursprungs sind, leicht verständlich, auch ohne dass man eine strenge Homologie dieser Gebilde annehmen muss.

Eine sehr bemerkenswerte, gegen die Homologie der Arachnoiden- und Ateloceratentracheen sprechende Tatsache, die schon von einigen Autoren, wie Mac Leod (1884 b, S. 30), Kingsley (1893; 1894, S. 34) und Laurie (1894, S. 43) hervorgehoben worden ist, ist die verschiedene Lage der Stigmen, welche bei jener Gruppe in der Regel ventral, bei dieser dagegen dorsal von den Insertionsstellen der Extremitäten lie-

gen. Die von Lamy (1902, S. 252) erwähnten Ausnahmen unter den Arachnoiden sind nur geeignet, die Regel zu bestätigen, zumal diese Ausnahmen auch in anderer Hinsicht ein ganz besonderes Interesse darbieten. Ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen [1]. Man hat ferner darauf aufmerksam gemacht (Plateau 1886; Kingsley 1893), dass den Arachnoiden in der Regel respiratorische Bewegungen fehlen [2], welche dagegen unter den Ateloceraten namentlich bei den Hexapoden in so lebhafter Weise stattfinden.

Viel schwerwiegender als die jetzt angeführten Argumente gegen die angebliche Homologie der Tracheen bei den Arachnoiden und Ateloceraten, ja sogar entscheidend, sind die in neuerer Zeit vorgebrachten positiven Befunde betreffs der Morphogenese der Respirationsorgane und namentlich der Lungen vieler Arachnoiden. Es wurde schon von Metschnikoff (1871 a) und Salenski (1871), ferner von Bruce (1886; 1887) und Morin (1887; 1888) erwähnt, dass beim Skorpion und bei den Spinnen die Lungen embryonal in der Nähe oder sogar in gewisser Beziehung zu opisthosomalen Extremitätenanlagen angelegt werden. Von anderen Forschern ist diese Beziehung näher präzisiert und zugleich eine so unverkennbare Übereinstimmung mit der embryonalen Anlegung der Kiemen von *Limulus* nachgewiesen worden, dass an einer wahren Homologie der beiden Arten von Respirationsorganen kaum mehr zu zweifeln ist (man vgl. Kingsley 1885, 1893, 1894; Kishinouye 1890; Laurie 1890, 1892; Simmons 1894; Brauer 1895; Purcell 1895). Nach Korschelt & Heider (1892, S. 606) „ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass man bei einer derartigen phylogenetischen Entstehung des Lungenbuches erwarten sollte, die Blätter als vorspringende Falten an der Abdominalextremität auftreten zu sehen, ehe noch die Einsenkung erfolgt, so dass damit das Lungenbuch auch ontogenetisch das Stadium der Kieme durchlaufen würde“ [3]. Es ist nun sehr bemerkenswert, dass auch diese Forderung der sukzessiven ontogenetischen Vorgänge wenigstens in einigen Fällen erfüllt wird. Man vergleiche namentlich Purcell (1895,

[1] Diese verschiedene Lage der Stigmen sucht Bernard durch die Annahme zu erklären, dass die Tracheen der Ateloceraten aus den Borstendrüsen der dorsalen, diejenigen der Arachnoiden aus denen der ventralen Parapodien chaetopodenartiger Vorfahren hervorgegangen seien (vgl. oben, S. 57 Fussnote 1). Nach der Hypothese Bernard's (vgl. ausser den auf S. 57 angeführten Arbeiten noch 1893 b; 1893 c) würden die Arachnoiden „from some earlier ancestor, with a pair of limbs and a pair of tracheal invaginations on every trunk-segment“ abstammen (1893 b, S. 426). Die Tracheen würden dann bis auf die noch jetzt in den respektiven Gruppen vorhandenen, rückgebildet worden sein. Als einen sehr wesentlichen Beweisgrund für diese Hypothese führt Bernard (1893 a; 1893 b) den angeblichen Fund von rudimentären Stigmen an sämtlichen nach dem Segment des hinteren Stigmenpaares folgenden opisthosomalen Segmenten bei *Obisium* an (Bernard gibt übrigens die Lage der Stigmen unrichtig in dem 2. und 3. statt im 3. und 4. Opisthosomalsegment an; vgl. Croneberg 1888, S. 444; Pocock 1893 a, S. 6; Hansen 1893, S. 212; Börner 1902 a, S. 451, 457). Diese vermeintlichen rudimentären Stigmen, auf die Bernard so weitgehende Spekulationen aufbaut, sind nun aber, wie dies Hansen (l. c., p. 212—213), welcher die ganze Auslegung Bernard's scharf kritisiert, ausdrücklich bemerkt, nicht anders als „lyriform organs“, haben also mit dem Tracheensystem gar nichts zu tun (von Siebold wurden die betreffenden Gebilde nach Kingsley (1893, S. 239) als Anheftungsstellen der Muskeln an der Chitinhülle gedeutet). Trotz der Bemerkung Hansen's werden diese Gebilde von Bernard noch in einer späteren Arbeit (1896, S. 373) als „stigmatic scar“ bezeichnet und als Indizien zu Gunsten seiner Hypothese benutzt.

[2] Vgl. auch oben, S. 54 und Fussnote 2.

[3] Auf eine zeitliche Verschiebung der ontogenetischen Bildungsvorgänge legen übrigens Korschelt und Heider (l. c) wenig Gewicht, „als auch die Kiemen des *Limulus* bereits etwas eingesenkt erscheinen“.

S. 396 f.). Auch SIMMONS hat nachgewiesen, dass „the lung-book of the spider (and presumably of all arachnids which possess one) arises at first as an external structure upon the posterior surface of the abdominal appendages. These appendages sink in, without any inversion or other complications, in exactly the manner theoretically deemed probable by KINGSLEY so that there can no longer be any doubt as to the exact homology existing between the lungs of the spider and the first pair of gills in the horse shoe crab“ (SIMMONS 1894, S. 127).

Auch für die Pedipalpen ist prinzipiell ganz die gleiche embryonale Anlegung der Lungen, wie bei den Skorpionen und Araneen, von LAURIE (1894, *Phrynus*), PEREYASLAWZEWA (1901, *Phrynichus*), GOUGH (1902, *Admetus*) und SCHIMKEWITSCH (1906, *Telyphonus*) nachgewiesen worden, was mit Hinblick auf den Ausspruch BÖRNER's (1904, S. 9): „unzweifelhafte Extremitätenrudimente kommen am Opisthosoma bei keinem Pedipalp vor, nur die bei *Thelyphoniden* und *Tarantuliden* noch in der Zwei-, und bei *Schizonotiden* nur in der Einzahl vorhandenen Lungenpaare deuten auf ehemals ausgebildete Extremitäten hin“ um so bemerkenswerter erscheint. Wenn auch äusserlich sichtbare Extremitätenanlagen in keiner Phase der embryonalen Entwicklung am Opisthosoma auftreten, wie dies STRUBELL (1892) und SCHIMKEWITSCH (1903; 1906) für *Thelyphonus caudatus* ausdrücklich bemerken, so ergibt sich aus Untersuchungen an Schnitten (vgl. SCHIMKEWITSCH 1906), dass dennoch bei dieser Art tatsächlich Rudimente opisthosomaler Extremitätenanlagen existieren, sowie ferner, dass die Lungen gerade in intimer Verbindung mit denselben angelegt werden. Dasselbe gilt auch für die übrigen oben angeführten Pedipalpen.

Sehr bemerkenswert ist der von BRAUER (1895, S. 415) betreffs des Skorpions ausdrücklich hervorgehobene Umstand, „dass die Lungen nicht hinter oder gar ganz getrennt von den Extremitätenanlagen entstehen, sondern dass die hintere Hälfte derselben es ist, welche eingestülpt wird und an welcher sich die Falten bilden. Das Material der Extremitätenanlagen geht offenbar in die Anlagen der Lungen über“ [1]. Dies trifft nach den Befunden SIMMONS' (1894) und PURCELL's (1895) auch für die Spinnenlungen zu, und aus der Darstellung PEREYASLAWZEWA's (l. c., p. 194) „chacune d'elles [der Rudimente des 3. und 4. Paares opisthosomaler Extremitätenanlagen] donnera naissance à un livre de poumon“ lässt sich schliessen, dass diese Anlagen das Bildungsmaterial der Lungen liefern [2].

Bei dipneumonen Araneen haben KISHINOUYE (1890, S. 70, 82) und SIMMONS (1894, S. 126—127) nachgewiesen, dass auch die Tracheen, in voller Übereinstimmung mit den Lungen, am basalen Teil des nächstfolgenden Paares opisthosomaler Extremitätenanlagen angelegt werden: „the tracheae develop from the next pair (third abdominal somite) of limbs. In their earlier stages these appendages show on their posterior surface a folding similar to that on the preceding members. From this it follows that the

[1] Von mir gesperrt.

[2] In einer späteren Arbeit (1907) will jedoch PÉREYASLAWZEWA beim Skorpion solch' eine Beziehung der Lungenbildung zu den opisthosomalen Extremitätenanlagen in Abrede stellen.

lung-book condition is the primitive, the tracheae of the Arachnids being derived from it" (Simmons, l. c., p. 127). In teilweisem Gegensatz hierzu bemerkt Purcell (1895), dass die Tracheen nicht bei allen dipneumonen Spinnen als mit einem zweiten Lungenpaar homolog zu betrachten seien, sondern dass sie in mehreren Gruppen wenigstens zum Teil den Entapophysen ihren Ursprung zu verdanken haben. Diese Auffassung wird von Lamy (1902, S. 258—261) kritisiert; er kommt zu dem Schlusse, dass „les trachées des Araignées sont homologues de leurs poumons, ces formes d'organes étant toutes les deux le résultat d'une invagination ectodermique, plissant sa paroi antérieure pour constituer des lamelles dans le cas du poumon, se ramifiant pour donner des tubes dans le cas de la trachée, et à laquelle, dans ce deuxième cas, vient souvent se joindre une autre invagination, qui parfois reste à l'état d'entapophyse (tendon ectodermique) dans les appareils trachéens rudimentaires" (l. c., p. 270; vgl. auch S. 267)[1].

Es mag hier nicht unerwähnt bleiben, dass Jaworowski (1894; vgl. auch 1896, S. 57) bei Trochosa und anderen Arachniden die Lungen von angeblichen verzweigten Embryonaltracheen ableiten will. Wenn wir von einigen Angaben Schimkewitsch's (1886 a; 1886 b; 1887) absehen, haben andere Autoren niemals solche Embryonaltracheen wahrgenommen, und ihre Befunde betreffs der Entwicklung der Lungen und Tracheen bei den Arachnoiden stehen sämtlich in schroffem Widerspruch mit denen Jaworowski's. Wahrscheinlich hat der letztgenannte Autor (und mutmasslich auch Schimkewitsch), wie dies Lamy (1902, S. 253) und namentlich Carpenter (1903, S. 339) hervorheben, einen Teil der Entapophysen, welche ja mitunter in nahe Beziehung zu der Tracheenanlage treten können, irrig als Embryonaltracheen gedeutet[2].

In drei verschiedenen Arachnoidenordnungen (*Scorpiones, Pedipalpi, Araneae*) entwickeln sich also die Respirationsorgane nach den Befunden mehrerer Autoren in Übereinstimmung mit den *Limulus*-Kiemen embryonal an der Rückseite des basalen Teiles opisthosomaler Extremitätenanlagen, welche hierzu das Bildungsmaterial zu liefern scheinen. Es kann wohl somit als endgültig festgestellt angesehen werden, dass wenigstens in diesen Gruppen die Respirationsorgane einen durchaus verschiedenen ontogenetischen

---

[1] Mit Ausnahme von Purcell (z. T.), Berteaux (1889) und B. Haller (1902, S. 421—422) dürften übrigens die Autoren — sie mögen nun nach dem Vorgang Leuckart's (1849), als Vertreter der Auffassung einer monophyletischen Abstammung der „Tracheaten", die Lungen auf modifizierte Tracheen zurückführen, oder, als Anhänger der *Limulus*-Theorie, die Tracheen von Lungen und diese von Kiemen *Limulus*-ähnlicher Vorfahren ableiten — darin einverstanden sein, dass die Araneenlungen und Tracheen homologe Gebilde darstellen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Autoren ist Lamy der Ansicht, dass „la trachée et le poumon ne sont pas plus primitifs l'un que l'autre: ils se produisent concurremment et il y a entre eux un simple balancement organique" (l. c., p. 270).

[2] Damit entbehren seine gewagten Spekulationen jeder tatsächlichen Grundlage; er betrachtet zunächst die Tracheen aller „Tracheaten" als homologe Organe, leitet von Tracheen die Spinnenlungen und von diesen — „durch Herausstülpen der einzelnen Lungenrespirationslamellen nach aussen und ihre Anpassung an das Wasserleben der Tiere" — die Kiemen des *Limulus*, ja sogar die der Crustaceen ab, wonach also „auch die Crustaceen dem gemeinsamen Tracheatenstamme angehören" (1896, S. 57; vgl. auch 1894, S. 66—68, 73). — In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, dass Bernard in seiner Arbeit über die Morphologie der *Galeodidae* zweimal (1896, S. 375, Fussnote und 399, Fussnote) die Angaben Jaworowski's zu Gunsten seiner eigenen Auslegungen anführt, ohne auf die zahlreichen, denen Jaworowski's widerspechenden embryonalen Befunde anderer Autoren Rücksicht zu nehmen.

Entwicklungsverlauf zeigen als die Tracheen der Ateloceraten, welche sich niemals auf Kosten irgend welcher Extremitätenanlagen ausbilden, ja nicht einmal in unmittelbarer Beziehung zu denselben angelegt werden. Schon diese Tatsache spricht entschieden gegen die Homologie der Respirationsorgane der betreffenden Arachnoiden und der Ateloceraten.

Andererseits wird die Homologie der Arachnoidenlungen mit den *Limulus*-Kiemen, die sich schon aus der gleichen embryonalen Entwicklung schliessen lässt, noch mehr durch viele unverkennbare Übereinstimmungen in ihrem anatomischen und histologischen Bau gestützt [1], eine Homologie, welche bekanntlich nunmehr von recht vielen Seiten anerkannt worden ist [2]. Wenn wir ferner bedenken, dass die Arachnoiden mit den Xiphosuren (und auch mit den Eurypteriden) noch mehrere andere übereinstimmende Organisationsverhältnisse gemein haben, auf deren Aufzählung ich hier nicht einzugehen brauche [3], so dürfte es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass zwischen den genannten Gruppen eine wahre Blutsverwandtschaft besteht [4], — zumal der neuerdings von POCOCK (1901) beschriebene silurische Skorpion, *Palæophonus hunteri*, ein hochinteressantes paläontologisches Zwischenglied [5] darstellt —, während dagegen die Arachnoiden mit den Ateloceraten keineswegs in direkte phylogenetische Beziehung gebracht werden können [6], oder m. a. W., dass die alte Tracheatengruppe keine monophyletische Einheit darstellt [7]. HEYMONS' Einteilung der Arthropoden in die drei Reihen der *Atelocerata*, *Chelicerata* und *Teleiocerata* ist demnach als ein sehr wesentlicher Fortschritt zu begrüssen.

Ich kann mich jedoch nicht unbedingt der von vielen Seiten ausgesprochenen Auffassung anschliessen, dass die Lungen der Arachnoiden direkt auf eingesunkene Kiemen des *Limulus* zurückzuführen seien. Die allerdings nicht zu verleugnende Homologie dieser beiden Arten von Respirationsorganen und die Übereinstimmung in ihrer em-

---

[1] Vgl. RAY-LANKESTER (1881; 1883; 1885; 1904 a; 1904 b), MAC LEOD (1882; 1884 b), KORSCHELT & HEIDER (1892, S. 606—607, 638), KINGSLEY (1893; 1894) u. A.

[2] Vgl. z. B. VAN BENEDEN (1882), FERNALD (1890), POCOCK (1893 a), WAGNER (1895), PARKER & HASWELL (1897). BÖRNER (1902 a; 1904), PACKARD (1903), CARPENTER (1903) u. A.

[3] Man vgl. u. A. noch VAN BENEDEN (1872), CLAUS (1876; 1887), BARROIS (1878), RAY LANKESTER (1882; 1884), RAY LANKESTER & BOURNE (1883), GULLAND & RAY LANKESTER (1885), OUDEMANS (1885), LAURIE (1893), PACKARD (1898), HEYMONS (1901; 1904; 1905), BÖRNER (1902 a).

[4] Bekanntlich werden von einigen Autoren, wie VAN BENEDEN, RAY LANKESTER, GULLAND, LAURIE (1893) und PARKER & HASWELL, die Xiphosuren (und die Eurypteriden) sogar den Arachnoiden ganz einverleibt, bezw. als mit den *Scorpiones*, *Pedipalpi*, *Araneae* etc. gleichwertige Ordnungen betrachtet.

[5] POCOCK bemerkt, dass „*Palæophonus* occupies an intermediate position between *Limulus* and the *Eurypterida* on the one hand, and recent scorpions on the other, standing, if anything, rather nearer to the former than to the latter«, sowie ferner: „on the whole, it must be admitted that *Palæophonus Hunteri* supplies a few more links to the chain of evidence pointing to the descent of the scorpions from marine Limuloid ancestors" (1901, S. 311).

[6] KINGSLEY hat ganz richtig bemerkt (1894, S. 35—36), dass „on the — — hypothesis of a common origin of all „Tracheates" from some Peripatoid form, we should have the strange spectacle of the most primitive of all Arachnids [Scorpionida] with the most differentiated respiratory system". Vgl. auch WAGNER (1895, S. 143).

[7] Von gewissen Autoren, wie PACKARD (1903) wird die alte Tracheatengruppe sogar in noch mehrere von einander unabhängige Abteilungen aufgelöst, indem auch die Diplopoden (mit den Pauropoden und Symphylen) getrennt von den Chilopoden und Insekten von annelidenähnlichen Formen abgeleitet werden.

bryonalen Entwicklung dürften wir vielleicht eher dahin beurteilen, dass einerseits die Arachnoidenlungen, andererseits die *Limulus*-Kiemen als morphologisch gleichwertige Gebilde auf einen gemeinsamen, ursprünglicheren, mehr indifferenten Zustand zurückzuführen sind, von dem ab sie dann nach verschiedenen Richtungen hin sich spezialisiert haben, wie dies neuerdings von HEYMONS (1905, S. 434—435) angenommen worden ist. Auch die übrigen, allerdings unverkennbaren, morphologischen und embryologischen Übereinstimmungen zwischen den Arachnoiden und *Limulus* brauchen meines Erachtens nicht auf eine nähere Verwandtschaft jener Klasse gerade mit dieser Gattung hindeuten. Wir können die genannten Übereinstimmungen vielleicht eher so verstehen, dass die betreffenden Merkmale überhaupt dem ganzen Stamme, von dem *Limulus* sich abgezweigt hat, eigen waren. Weil *Limulus* den einzigen rezenten Ausläufer dieses Stammes darstellt und demnach in seinem ganzen näheren Verwandtschaftskreis allein embryologische und eingehendere vergleichend-morphologische Untersuchungen gestattet, liegt die Gefahr nahe, diese mit den Arachnoiden gemeinsamen Stammescharaktere so zu sagen auf den *Limulus* zu lokalisieren und fixieren und demnach die Verwandtschaft der Arachnoiden speziell mit *Limulus* zu überschätzen, während andererseits die Differenzen manchmal übersehen werden. Es lässt sich ja nicht verleugnen, dass *Limulus* mehrere so spezialisierte und einseitig differenzierte Organisationsverhältnisse aufweist, dass eine nähere Verwandtschaft der Arachnoiden mit *Limulus* kaum wahrscheinlich erscheint. Ausserdem stehen die Arachnoiden, oder doch einige derselben, in gewissen Beziehungen den Eurypteriden sogar näher als dem *Limulus*. Wenn ich auch mit den allermeisten neueren Forschern darin einverstanden bin, dass die Arachnoiden von der alten Tracheatengruppe abgetrennt und mit dem Verwandtschaftskreis der Xiphosuren und Merostomaten verbunden werden müssen, so dürften wir dennoch die phylogenetische Verbindung der Ahnenreihe der Arachnoiden mit den Vorfahren dieser beiden Gruppen in eine recht frühe Zeitepoche zurückverlegen, nach welcher dann die betreffenden Gruppen eine lange Zeit hindurch stattgefundene selbständige Entwicklung durchlaufen haben.

Über die embryonale Entstehung der Tracheen bei den übrigen Arachnoidenordnungen, welche ventrale opisthosomale Respirationsorgane besitzen (Solifugen, Pseudoscorpionen, Opilionen), haben wir zur Zeit noch keine genügenden Auskünfte. Betreffs der Solifugen hat HEYMONS neuerdings nur beiläufig erwähnt, dass ihre opisthosomalen Stigmen „als paarige im 3., 4. und 5. Rumpfsegment gelegene Einstülpungen sich bilden", während das prosomale Stigmenpaar „in Form kleiner säckchenförmiger nach innen gerichteter Wucherungen[1] im Segment der 2. Gangbeine" erscheint (1905, S. 433). Ob die opisthosomalen Tracheen, wie die Respirationsorgane der Scorpionen, Pedipalpen und Araneen, in direktem Konnex mit den embryonalen Gliedmassenanlagen der betreffenden Opisthosomalsegmente — „bei den Embryonen von *Galeodes* sind sämmtliche Rumpfsegmente (mit alleiniger Ausnahme des ersten) mit deutlichen später wieder verschwindenden Extremitätenanlagen versehen" (HEYMONS, l. c., p. 435) — bezw. (zum Teil)

[1] Deutet dies vielleicht auf eine verschiedene ontogenetische Entstehungsart der resp. Tracheen?

auf Kosten derselben angelegt werden, ergibt sich aus dieser kurzen Darstellung nicht; mit Rücksicht auf die Lage der Stigmen erscheint dies aber wahrscheinlich. Dass dagegen das prosomale Tracheenpaar keinenfalls auf Kosten irgendwelchen Teiles der Extremitätenanlagen des entsprechenden Körpersegmentes gebildet wird, geht zur Genüge schon daraus hervor, dass das genannte Segment gut entwickelte Beine trägt; übrigens beweist dies die Fig. 2 in Heymons' Arbeit über die Lateralorgane der Solifugen (1904, S. 287). Und andererseits finden sich nach Heymons (1905, S. 433) „für die neuerdings geltend gemachte Annahme [1] einer Verschiebung des cephalen [prosomalen] Stigmenpaares, das aus einem nach vorn verschobenen abdominalen [opisthosomalen] Paar entstanden sein soll, keine Anhaltspunkte", weil die Stigmen sogleich in situ angelegt werden.

Von einigen Autoren, wie Bernard, gelten die prosomalen und opisthosomalen Tracheen bei *Galeodes* als homologe Gebilde. Zu Gunsten dieser Ansicht führt der genannte Forscher an, dass „both structures arise in similar positions, viz. at the bases of the limbs" und fügt noch als Argument gegen die Auffassung Korschelt's & Heider's (1892, S. 638; vgl. auch S. 567), nach welcher das prosomale Stigmenpaar als eine sekundäre Erwerbung zu betrachten ist, hinzu: „in addition, then, to the extreme improbability of the same structure — tracheæ — having had two independent origins in the same animal, we have the further improbability that the openings of the assumed independently developed thoracic tracheæ should bear apparently the same relation to the thoracic limbs as the lungs do to the embryonic abdominal limbs" (Bernard 1893 a, S. 28). Hierzu möchte ich aber Folgendes bemerken. Das prosomale Stigmenpaar nimmt durchaus nicht die gleiche Lage wie die opisthosomalen ein; jenes befindet sich nämlich lateral, ausserhalb der Insertion der Beine, diese stehen dagegen der ventralen Medianlinie genähert. Ferner zeigen, wie wir soeben gesehen haben, gerade im Gegensatz zu Bernard's Behauptung, die Stigmen des prosomalen Tracheenpaares keineswegs die gleiche Beziehung zu den prosomalen Extremitäten, wie die Lunge zu den embryonalen opisthosomalen Gliedmassenanlagen. Die Homologie der opisthosomalen Tracheen der Solifugen mit den Respirationsorganen der vorher erwähnten Arachnoidenordnungen ist zwar vorläufig noch nicht zur Evidenz nachgewiesen worden, wir haben aber meines Erachtens keinen Grund, an dieser Homologie zu zweifeln und dürften mit Rücksicht hierauf auch eine übereinstimmende ontogenetische Entstehung derselben erwarten können. Immerhin sind aber die Angaben Bernard's keineswegs zutreffend. Es finden sich in der Tat gar keine stringenten Beweisgrunde, welche für die Homologie der prosomalen und opisthosomalen Tracheen der Solifugen sprechen würden. Vielmehr deuten die soeben hervorgehobenen Unterschiede gerade auf den Gegensatz hin; wir haben also eher allen Grund, mit Korschelt & Heider (l. c.). Pocock (1893 a, S. 16), Carpenter (1903, S. 339) und Heymons (1905, S. 435) anzunehmen, dass die Ausbildung eines prosomalen Stigmenpaares eine sekundäre Erwerbung dieser Tiere darstellt, die wahrscheinlich auf die von Pocock und Carpenter hervorgehobenen Eigentümlichkeiten der Solifugen zurückzuführen ist.

[1] Vgl. Börner 1902 a, S. 461.

Von Lamy (1902, S. 252) wird die verschiedene Lage der prosomalen und opisthosomalen Stigmen bei *Galeodes* bemerkt und, indem er sämtliche Tracheen der Solifugen als homologe Gebilde zu betrachten scheint, als Argument zur Entkräftung des von Mac Leod, Kingsley und Laurie (vgl. oben, S. 62) hervorgehobenen prinzipiellen Unterschiedes inbezug auf die Lage der Stigmen zwischen den Arachnoiden und Ateloceraten benutzt. Wenn aber das prosomale Tracheenpaar aller Wahrscheinlichkeit nach eine sekundäre Erwerbung ist, so verliert das genannte Argument in betreffender Hinsicht jede Beweiskraft.

Wie dem nun auch sein mag, dürften wir keinenfalls die Tracheen der Solifugen, ebenso wenig wie die der übrigen Arachnoiden, mit denen der Ateloceraten direkt homologisieren können, wie überhaupt die mitunter supponierten Anklänge der Solifugen an die Ateloceraten [1] nicht stichhaltig sind. Wie dies neuerdings Heymons (1904; 1905) nachgewiesen hat, sind nämlich die Solifugen nicht nur typische Arachnoiden — für ihre Arachnoidennatur spricht u. a. der gesamte Verlauf der Embryonalentwicklung — sondern noch mehr: „von irgend einer Annäherung an die Körperbildung der Insecten ist bei der Embryologie dieser Solifuge [*Galeodes caspius* Bir.] nichts zu bemerken, dagegen lässt es sich nicht verkennen, dass manche principielle Uebereinstimmungen mit der Embryologie von *Limulus* existiren" (Heymons 1905, S. 434) Damit ist zu den schon vorher hervorgehobenen noch ein sehr wesentlicher Beweisgrund zu Gunsten der *Limulus*-Theorie erbracht worden.

Betreffs der ersten embryonalen Vorgänge in der Entwicklung der Tracheen bei den Pseudoscorpionen und Opilionen, und zwar namentlich betreffs der Frage, ob dieselben in Beziehung zu opisthosomalen Extremitätenanlagen verlaufen, darüber ist uns gegenwärtig nichts mit Sicherheit bekannt. So viel wissen wir indessen (vgl. Metschnikoff 1871 b, S. 520 u. Fussnote 2; Faussek 1891 b, Taf. I, Fig. 2), dass sowohl Pseudoscorpionen- als auch Phalangidenembryonen opisthosomale, später verschwindende Gliedmassenanlagen besitzen, weshalb jedenfalls die Möglichkeit vorliegt, dass die betreffenden Anlagen auch hier, wie dies bei den Scorpionen, Pedipalpen und Araneen der Fall ist (vgl. oben, S. 64), zur Entstehung der Respirationsorgane das Bildungsmaterial liefern [2].

Wir gehen nun zu den Acariden über. Dass diese inbezug auf die ausschliesslich prosomale [3]) Lage der Stigmen in scharfem Gegensatz zu allen übrigen Arachnoiden stehen, wurde schon vorher (S. 60) bemerkt. Es fragt sich nun, ob die Tracheen der

[1] Vgl. u. A. Thorell (1876, Stammbaum S. 85). Haeckel (1896).

[2] Betreffs der opisthosomalen Gliedmassenanlagen von *Phalangium* bemerkt Metschnikoff (l. c.) zwar, dass „die eben erwähnten Organe vergehen, ohne sich in irgend welche Theile des definitiven Körpers umzuwandeln". Mit Rücksicht darauf, dass seine Untersuchungen schon lange vor dem Hervortreten der *Limulus*-Theorie angestellt worden waren, weshalb er keinen Grund zur Erforschung einer eventuellen Beziehung der Tracheenanlagen zu den genannten rudimentären Gliedmassen hatte, dürften wir auf diesen negativen Befund kein allzu grosses Gewicht legen.

[3] Ich sehe hier zunächst von den *Notostigmata* ab.

Acariden mit denen anderer Arachnoiden oder etwa mit denen der Ateloceraten homolog sind.

Dass die Acariden wahre Arachnoiden sind, unterliegt keinem Zweifel[1]. Ebenso sicher ist es, dass sie unter den Arachnoiden keinen ursprünglichen, sondern im Gegenteil einen recht abgeleiteten Verwandtschaftskreis darstellen. Aus den oben dargelegten Gründen dürften wir ferner für die ganze Arachnoidenklasse, also auch für die Acariden, einen von demjenigen des Ateloceratenzweiges unabhängigen Ursprung annehmen müssen. Mit Rücksicht hierauf und in Anbetracht einerseits des abgeleiteten Verhaltens beinahe sämtlicher Organsysteme der Acariden, andererseits der Tatsache, dass die übrigen Arachnoidengruppen — unter ihnen auch die relativ ursprünglichsten — solcher prosomaler Tracheen entbehren[2], lässt sich kaum denken, dass die Tracheen der Acariden mit denen der Ateloceraten homolog seien, in dem Sinne nämlich, dass sie (als solche) als Erbteil von gemeinsamen Vorfahren übernommen worden seien. Gegen diese Homologie sprechen übrigens noch andere, später zu erörternde Verhältnisse.

In welchem Verhältnis stehen nun aber die Tracheen der Acariden zu den Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden? Es wurde oben bemerkt, dass die opisthosomalen Respirationsorgane dieser Tiere — wenigstens die Lungen der Scorpionen, Pedipalpen und Araneen[3] — angeblich embryonal in inniger Konnexion, bezw. auf teilweisem Kosten der opisthosomalen Gliedmassenanlagen angelegt werden. Kann nun dessen ungeachtet eine strenge Homologie der prosomalen Tracheen der Acariden mit diesen opisthosomalen Gebilden aufrecht gehalten werden? Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Acaridentracheen direkt auf die opisthosomalen Respirationsorgane der übrigen Arachnoiden und in letzter Instanz auf die *Limulus*-Kiemen zurückzuführen. Ich erinnere u. a. an die diesbezüglichen Bemühungen BÖRNER's (1902 a).

BÖRNER berücksichtigte zunächst unter den Acariden die Tracheen der *Ixodidae*, welche Familie zu derjenigen Acaridenabteilung („*Metastigmata*") gehört, deren Stigmen am weitesten nach hinten gelegen sind (vgl. oben, S 58). Diese Stigmenlage wurde ferner mit derjenigen der Opilionen verglichen, deren Stigmen wegen der mutmasslichen Rückbildung des praegenitalen und genitalen Körpersegmentes unter allen übrigen Arachnoidenordnungen sich am meisten vorgerückt befinden[4]. Durch diesen Vergleich kam er zu dem Schluss, dass innerhalb der Acariden die ursprünglichste Lage der Stigmen hinter den Hüften des letzten Beinpaares sei. Die vordere Lage der Stigmen bei den übrigen Acariden sucht er auf folgende Weise zu erklären: „dann sehen wir aber, wie das ebenfalls [wie bei den Opiliones] nur in der Einzahl[5] vorhandene

[1] Die entgegengesetzte Anschauung HALLER's, OUDEMAN's etc. (vgl. oben, S. 44, Fussnote 2, S. 57, Fussnote 2) ist mit Recht schon von vielen Autoren zurückgewiesen worden.

[2] Die einzige Ausnahme, die prosomalen Tracheen der Solifugen, dürften, wie oben bemerkt, wahrscheinlich eine sekundäre Erscheinung darstellen

[3] Betreffs der embryonalen Entwicklung der Respirationsorgane der Solifugen, Pseudoscorpionen und Opilionen müssen wir erneuerte Untersuchungen abwarten.

[4] Mit Ausnahme des prosomalen Stigmenpaares der Solifugen.

[5] Die Stigmen, bezw. die Tracheen, sind nicht immer bei den Milben nur in einem Paare vorhanden (vgl. oben, S 59).

Stigmenpaar seitlich über den Hüftgliedern der Extremitäten des primären Prosoma nach vorn wandert und so seine ursprüngliche Lage ganz aufgiebt, so dass wir innerhalb der *Acarina* nicht eine mehrfache selbständige Entstehung der Stigmen und der zugehörigen Tracheen anzunehmen brauchen“ (l. c., p. 455). Später in derselben Arbeit (S. 463) wird von ihm das (prosomale) Tracheenpaar [1] der Acariden nicht nur mit einem Paar von Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden homologisiert, sondern sogar ausdrücklich auf ein Kiemenpaar des *Limulus*, und zwar mutmasslich auf das im 11. Metamer (d. h. im 4. opisthosomalen Segment) befindliche, zurückgeführt.

Die Auffassung Börner's betreffs der Acaridentracheen lässt sich somit in folgenden Punkten zusammenfassen: 1:o) das „nur in der Einzahl vorhandene“ Tracheenpaar der Acariden ist mit einem Paar von Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden homolog und entspricht einem Kiemenpaar von *Limulus*; 2:o) dieses Tracheenpaar ist bei allen Acariden, wo die Stigmen sich auch befinden mögen, unter sich homolog; 3:o) das Stigmapaar der Acaridentracheen ist sekundär durch eine orad stattgefundene Verlagerung vom Opisthosoma, und zwar mutmasslich ursprünglich von dem 4. Opisthosomalsegment, nach dem Prosoma, und in diesem dann mehr oder weniger weit vorgerückt [2].

Halten wir an den in diesen Punkten angeführten Aussprüchen fest, so kommen wir zunächst zu folgenden Konsequenzen. Das eine Stigmapaar nicht nur der *Metastigmata, Mesostigmata* und *Parastigmata,* sondern auch das weit vorn gelegene der *Heterostigmata* und *Prostigmata*, ja sogar das im Munde befindliche der *Stomatostigmata* (vgl. oben, S. 58—59) hätte sich morphogenetisch von dem im (mutmasslich) 4. Opisthosomalsegment gelegenen Kiemenpaar *Limulus*-artiger Vorfahren entwickelt, stelle also ein Gebilde dar, das von einer ursprünglich innigen Beziehung zu dem Extremitätenpaar des genannten opisthosomalen Segmentes schliesslich in den Mund, oder doch nach einem der allervordersten prosomalen Metameren gewandert sei!

In diesem Zusammenhang mag noch daran erinnert werden, dass Börner (1902 a; 1904) die vorgerückte Lage der Genitalöffnung als die ursprüngliche der Acariden betrachtet — bei den Vorfahren der Acariden soll eine Verschiebung dieser Öffnung orad stattgefunden haben —, wogegen die in gewissen Milbengruppen vorkommende h i n t e r e Lage derselben erst i n n e r h a l b der Acaridenordnung durch eine Verschiebung caudad zustande gekommen sei. Ich habe schon vorher (vgl. oben, S. 36 ff.) die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Hin- und Zurückverlagerung hervorgehoben, zumal die Befunde an *Pediculopsis graminum* direkt gegen eine derartige doppelte Verschiebung sprechen. Ein Vergleich der Lage der Genitalöffnung mit derjenigen des Stigmenpaares bei *Pediculopsis* führt nun ferner nach den Postulaten Börner's zu der höchst merkwürdigen Erscheinung, dass im Laufe der Phylogenese d e s s e l b e n T i e r e s die G e n i t a l ö f f n u n g c a u d a d, die T r a c h e e n ö f f n u n g e n r e c h t w e i t o r a d v e r s c h o b e n w o r d e n w ä r e n. Nicht nur hätte also eine Verlagerung der Mündungen der be-

[1] Vgl. die Bemerkung auf der S. 70, Fussnote 5.

[2] Eine solche nach vorn stattgefundene Verschiebung des Stigmenpaares scheint auch Oudemans (1906 a) bei seinen Distigmata anzunehmen (vgl. auch Oudemans 1902 c; 1904)

treffenden Organe in entgegengesetzter Richtung stattgefunden, sondern die genannten Mündungen wären sogar einander weit vorübergeglitten! Dasselbe würde bei vielen anderen Milben der Fall gewesen sein.

Dieser Konsequenz seiner Schlüsse scheint sich Börner selbst bewusst gewesen zu sein, er sucht aber die Sache folgendermassen zu erklären: „es darf uns wohl nicht Wunder nehmen, wenn wir unter den so überaus polymorphen Milben (*Acarina*) auch die [zu der angeblich primären Vorwärtsverschiebung] gerade entgegengesetzte Verlagerung der Genitalöffnung (z. B. bei den *Hydrachniden*) beobachten; bei den *Acarina* fehlt eben eine Constanz in den gegenseitigen Lageverhältnissen mancher Organe oder deren Öffnungen (Stigmen, Genitalöffnung, After, Extremitäten), was wahrscheinlich mit dem Verlust der primären Körpersegmentierung zusammenhängt“ (1902 a, S. 461, Fussnote) So gewaltsame Verlagerungen hin und her der Organe der Milben, wie die oben erwähnten, scheinen mir aber sehr unwahrscheinlich [1]. Die primäre Körpergliederung dieser Tiere ist übrigens öfters gar nicht in dem Umfange, wie dies Börner zu vermuten scheint, unterdrückt worden, was ich schon vorher zu zeigen versucht habe.

Es scheint übrigens Börner unbekannt gewesen zu sein, dass die Acariden nicht stets nur ein Stigmenpaar besitzen [2]. Michael hat indessen schon längst in seiner bekannten grossen Oribatidenarbeit (1884 a; vgl. auch 1883) nachgewiesen, dass die Oribatiden (mit Ausnahme einzelner tracheenlosen Formen), wie schon oben (S. 59) bemerkt, vier Stigmenpaare haben, die in der nächsten Nachbarschaft der Insertionsstellen (in den „acetabula“) der vier Laufbeinpaare liegen.

Lässt sich nun diese Tatsache mit den Anschauungen Börner's überhaupt in Einklang bringen? Ist eines dieser vier Stigmenpaare mit dem einzigen der vorher erwähnten Milbengruppen homolog? Wenn so, wie sollen wir die übrigen drei Stigmenpaare in morphogenetischer Hinsicht beurteilen? Sind auch die zu ihnen gehörigen Tracheenpaare ebenso vielen Paaren von Respirationsorganen bei anderen Arachnoiden gleichwertig und auf *Limulus*-Kiemen zurückzuführen? Von denjenigen Autoren, welche mit Börner sämtliche Respirationsorgane der Cheliceraten als homolog betrachten, müsste diese letzte Frage wohl unbedingt bejahend beantwortet werden. Die von diesem Standpunkt aus allerdings etwas unerwartete Lage der Oribatidenstigmen müsste dann wieder durch die Verlagerungshypothese erklärt werden [3].

Es fragt sich aber, ob eine solche Erklärung auch nur über die geringste Spur von Wahrscheinlichkeit verfügt. Sie bedeutet, dass Gebilde, die ursprünglich auf innigste Weise an vier opisthosomale Extremitätenpaaren gebunden waren, in nahe

---

[1] Dass jedoch andererseits eine mässige Verschiebung gewisser Organe nicht selten bei den Acariden vorkommt, ist eine längst bekannte Tatsache.

[2] Dasselbe gilt auch von einigen anderen neueren Autoren, wie Thon (1905 a); haben vielleicht Börner und Thon die „Pseudostigmata“ noch als wahre Stigmen gedeutet? Vgl. ferner z. B. Weissenborn (1887, S. 108, 117, 118) und Haeckel (1896. S. 679).

[3] Das Vorhandensein eines prosomalen Stigmenpaares bei den Solifugen will Börner ebenfalls durch die Annahme einer sekundären Verschiebung eines opisthosomalen Paares erklären (1902 a, S. 461). Für diese Annahme finden sich aber nach Heymons (vgl. oben, S. 68) in der embryonalen Entwicklung dieser Tiere keine Anhaltspunkte.

Beziehung zu ebenso vielen prosomalen Extremitäten getreten seien. Wenn man den Acaridenkörper nicht als einen wahren Tummelplatz der Organenverlagerungen betrachtet, sondern auch dieser Arthropodengruppe inbezug auf die Organisationsverhältnisse doch eine gewisse Regelmässigkeit zuerkennt, muss man die genannte Erklärung zurückweisen und zugeben, dass der von FERNALD (1890, S. 491) allerdings in anderem Zusammenhang hervorgehobene Satz: „if then the respiratory organs of Arachnids are derived from the appendages, tracheae and unmodified appendages should not coexist in a segment" auch für die Oribatiden, ja für die Acariden überhaupt volle Gültigkeit hat. Weil wir die ventralen opisthosomalen Respirationsorgane der übrigen Arachnoiden — wenigstens die der Scorpionen, Pedipalpen und Araneen — wahrscheinlich als mit den *Limulus*-Kiemen morphologisch gleichwertige Gebilde auffassen dürften, wenn auch jene vielleicht nicht direkt auf diese zurückzuführen sind (vgl. oben, S. 66 f.), können wir füglich die Tracheen der Acariden auch nicht mit jenen Respirationsorganen homologisieren. Die Annahme einer unbedingten Homologie aller Respirationsorgane der Cheliceraten führt in der Tat zu Konsequenzen, für die wohl kein Morphologe ernstlich verantwortlich sein will. Die Verteidiger dieser Annahme begehen meines Erachtens einen ähnlichen Fehler, wie diejenigen Forscher, welche die Tracheen sämtlicher Tracheaten homologisieren wollen. Auch betreffs der morphologischen Beurteilung der Acariden-Tracheen darf eine aprioristische Annahme nicht als Argument in's Feld geführt werden. Wir sind auf Grund der oben dargelegten Auseinandersetzungen vielmehr zu dem Schlusse gezwungen, dass die Tracheen der Acariden, ebenso wenig wie sie sich mit denen der Ateloceraten direkt vergleichen lassen, auch von den opisthosomalen Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden unabhängig entstanden sind, eine Auffassung, die schon vorher von einigen Autoren, wie OUDEMANS (1885, S. 44—45)[1], KORSCHELT und HEIDER (1892, S. 567, 638) und WAGNER (1895, S. 124 ff.) mehr oder weniger direkt ausgesprochen worden ist.

Diese Annahme einer selbständigen Entstehung der Acaridentracheen könnte vielleicht, wenigstens bei denjenigen Autoren, welche überhaupt die Homologie aller Tracheengebilde aufrecht halten wollen, Bedenken erwecken. Die meisten neueren Arthropodenforscher dürften indessen, wie schon vorher bemerkt, nunmehr darin einverstanden sein, dass die Tracheen der Ateloceraten von den opisthosomalen der Cheliceraten morphogenetisch verschiedenwertige Organe darstellen. Mit Rücksicht hierauf, sowie in Anbetracht dessen, dass auch unter den Teleioceraten die Onisciden tracheenartige Respirationsorgane besitzen, erscheint eine selbständige Ausbildung, bezw Neuerwerbung von Tracheen auch innerhalb jener beiden Formengruppen schon weniger befremdend.

Unter den Ateloceraten hat man bekanntlich die von cephalen Stigmen ausgehenden Kopftracheen bei *Scolopendrella* und einigen Collembolen (*Actaletes, Sminthuridae*) als eine spätere Erwerbung gedeutet, was indessen andererseits, wie neuerdings von WAHLGREN (1906, S. 43), in Abrede gestellt worden ist, obgleich auch dieser Au-

[1] Diese Auffassung bezüglich der Acaridentracheen braucht jedoch keineswegs, wie dies OUDEMANS meint, für eine Trennung der Acariden von den Arachnoiden zu sprechen.

tor gesteht, dass „das Tracheensystem der höheren Sminthuriden eine sekundäre Bildung ist, die in verhältnissmässig später Zeit aus den von älteren Formen ererbten Kopftracheen hervorgegangen ist“ (l. c., p. 44).

Innerhalb der Arachnoiden dürften wir aber eine von derjenigen der ventralen opisthosomalen Respirationsorgane unabhängige Enstehung von Tracheen nicht nur bei den Acariden, sondern auch noch in einigen anderen Fällen annehmen müssen. Ich erinnere zunächst an das prosomale Tracheenpaar der Solifugen, das wohl auch nicht mit einem prosomalen Paar der Acariden homophyletischen Ursprungs ist, weil die betreffenden Gebilde aller Wahrscheinlichkeit nach in den beiden Gruppen ungleichzeitig morphogenetisch entstanden sein dürften.. Auch die von dorsalen opisthosomalen Stigmen ausgehenden Tracheen der *Notostigmata* müssen wohl (vgl. unten, S. 93—94) als sekundär erworbene Organe betrachtet werden, und dasselbe gilt für die merkwürdigen mit einem eigenen Stigmenpaar versehenen Luftorgane des *Holothyrus*. Schliesslich haben wir noch die sogenannten supplementären Stigmen an den Tibien der Phalangiden zu bemerken (vgl. HANSEN 1893, S. 198 ff.; LOMAN 1896, 1903, S. 153—154), von denen jedenfalls — im Gegensatz zu BERNARD's Behauptung (1896, S. 376) — das distale, wie dies HANSEN (l. c., p. 200—201) ausdrücklich hervorhebt, zu einem selbständigen, speziellen Tracheensystem führt, das erst sekundär mit dem primären Tracheensystem kommuniziert; hier liegt also unwiderlegbar ein Fall eines unabhängigen, sekundär neuerworbenen Tracheensystems vor [1].

Es erübrigt noch einen plausiblen Grund anzugeben, weshalb die Acariden ein von demjenigen aller übrigen Arachnoiden unabhängig entstandenes Tracheensystem besitzen, sowie weshalb ihre Stigmen, im Gegensatz zu dem sonst allgemein herrschenden Typus der Arachnoiden, ausschliesslich im Prosoma liegen [2]. Ich werde im folgenden darzulegen versuchen, wie man sich den mutmasslichen Vorgang vorstellen kann, der zu diesen abweichenden Verhältnissen der Acariden geführt hat.

Mit Rücksicht darauf, dass die Acariden unzweifelhaft wahre Arachnoiden sind, dürften wir wohl mit Recht von der Voraussetzung ausgehen können, dass ihre Vorfahren ursprünglich, wie noch die Repräsentanten der übrigen Arachnoidenordnungen, ventrale opisthosomale Respirationsorgane besassen. In welcher Anzahl die Stigmen dann vorhanden waren, sowie ob sie zu Tracheen oder Lungen oder zu beiderlei Organen führten, darüber können wir uns allerdings vorläufig keinen Urteil bilden, diese Verhältnisse sind aber für die gegenwärtige Frage von keiner prinzipiellen Bedeutung. Wir dürften ferner mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit annehmen können, dass diese opisthosomalen Respirationsorgane der Acaridenvorfahren mit denen der ursprünglicheren Arachnoidengruppen homolog waren und demnach ebenfalls embryonal in Beziehung zu damals noch vorhandenen opisthosomalen Gliedmassenanlagen angelegt wurden, bezw. eventuell von ihnen das Bildungsmaterial erhielten (vgl. oben, S 64).

[1] Es mag in diesem Zusammenhang noch erwähnt werden, dass LEYDIG (1855, S. 382) bei *Ixodes testudinis* Hautkanäle beschreibt, die nach seiner Angabe „lufthaltig“ sind.

[2] Ich sehe hier von den *Notostigmata* ab.

Bei diesen Acaridenvorfahren machte sich inzwischen eine immer weiter fortschreitende Neigung zur Verkürzung und Zusammendrängen des Opisthosoma geltend, eine Erscheinung. die ja auch in mehreren anderen Arachnoidengruppen zum Vorschein kommt. Diese Neigung, über deren nächste Ursachen wir uns zur Zeit keine genügenden Aufschlüsse bilden können [1], deren tatsächliche Existenz wir aber noch heutzutage in den verschiedensten Acaridengruppen wahrnehmen können und die noch in der Embryonalentwicklung vieler Milben uns recht deutlich entgegentritt, führte mutmasslich zunächst zu einer Rückbildung der hinteren [2] opisthosomalen Segmente, dann aber auch zu einer mehr oder weniger starken Kompression des Opisthosoma, bezw. des ganzen Acaridenkörpers.

Diese Kompressions- und Konzentrationsprozesse konnten nicht ohne Einfluss auf die Gestaltung verschiedener Organsysteme der Milben fortschreiten. Sie veranlassten die ungemein starke Konzentration des Nervensystems und die Rückbildung der Zirkulationsorgane — bekanntlich finden sich mehr nur bei den Gamasiden, Ixodiden und Holothyriden noch Reste derselben übrig —, sie führten wahrscheinlich auch zum Verschwinden der opisthosomalen Respirationsorgane.

Diesen letzten Prozess können wir uns folgendermassen vorstellen. Die immer weiter gehende Konzentration bewirkte zunächst eine Reduktion und schliesslich eine völlige Rückbildung der embryonalen opisthosomalen Extremitätenanlagen, was schon von Weissenborn (1887, S. 85) hervorgehoben worden ist. In der Tat sind auch bisher bei keiner Milbe unzweideutig solche wirkliche Gliedmassenstummel embryonal nachgewiesen worden. Nach Wagner (1892; 1893) sollen zwar bei *Ixodes* in einer frühen Embryonalperiode an einigen der opisthosomalen Segmente kleine nur an Schnittpräparaten zu bemerkende kaum bemerkbare Höcker vorkommen, die von ihm als rudimentäre Extremitätenanlagen gedeutet werden. In seiner umfangreichen *Ixodes*-Arbeit (1894) finden dagegen in dem recht ausführlichen deutschen Resumée (der russische Text blieb mir unverständlich) die betreffenden Gebilde durchaus keine Erwähnung; auch die sehr vorzüglichen Figuren geben gar keine Auskunft hierüber. Brucker hat (1900, S. 407) bei dem Embryo von *Pediculoides ventricosus* vor der Reversion an den Opisthosomalsegmenten ebenfalls nur an Schnitten bemerkbare schwache Verdickungen beobachtet, „qui sont vraisemblablement des rudiments d'appendices". Auch ich habe in dem entsprechenden Stadium von *Pediculopsis graminum* etwa ähnliche Verdickungen bemerkt, wage mich aber nicht über ihre etwaige Bedeutung als rudimentäre Gliedmassenanlagen mit

---

[1] Man hat die starke Konzentration des Acaridenkörpers, bezw. die geringe Grösse dieser Tiere, vielfach auf Parasitismus zurückführen wollen. Wie dies schon Michael (1891, S. 640; 1894 a, S. 24) hervorgehoben hat, führt aber die Mehrzahl der Milben nicht eine parasitische Lebensweise, und viele der parasitischen Arten sind zudem nur temporär parasitisch, wodurch sich das angeführte Argument als nicht allgemein stichhaltig erweist; eine Ableitung der zahlreichen freilebenden Formen von parasitischen ist wohl auch als undenkbar anzusehen. Ebensowenig kann ich die Ansicht Bernard's (1892 a) gutheissen, welcher die Verkürzung des Milbenkörpers durch die Annahme zu erklären sucht, dass die Acariden ein fixiertes Larvenstadium der Araneen repräsentieren würden. Vgl. hierüber ferner den letzten Abschnitt dieser Arbeit.

[2] Eine Reduktion der vordersten Opisthosomalsegmente, in Zusammenhang womit die Vorwärtsverschiebung der Genitalöffnung stehen mag, dürfte dagegen erst später in verschiedenen Acaridenfamilien stattgefunden haben (vgl. oben, S. 37 und Fussnote 2).

Bestimmtheit auszusprechen. Diese Verdickungen sind übrigens nur vor der Reversion (an Schnitten) bemerkbar, sie verschwinden aber während der Periode der Umrollung. Auch unter der Voraussetzung dass diese vor der Reversion auftretenden, kaum bemerkbaren Höcker, bezw. Verdickungen tatsächlich rudimentäre opisthosomale Extremitätenanlagen repräsentieren würden, steht dies keineswegs mit der von mir vertretenen Auffassung im Widerspruch, wie dies aus der folgenden Auseinandersetzung hervorgehen wird.

Dass nämlich gerade bei den Milben ein Verlust der wahrscheinlich einst vorhandenen opisthosomalen Extremitätenanlagen zustande gekommen ist, scheint mir eben durch die bei der Reversion des Embryo stattfindenden Vorgänge recht verständlich zu sein. Durch den Umrollungsprozess, welcher — wie wir dies weiter unten in dem Abschnitt über die Embryonalentwicklung unserer Milbe sehen werden — bei den Acariden in gewisser Hinsicht abweichend von demjenigen anderer Arachnoiden, wie der Scorpionen, Araneen etc., verläuft, wird nämlich ein beträchtlicher Druck auf die ventrale Fläche der noch vorhandenen Opisthosomalsegmente ausgeübt, ein Druck, der sich u. a. darin kundgibt, dass sogar die schon angelegten und vor der Reversion wohl entwickelten Anlagen des letzten prosomalen Extremitätenpaares (4. Laufbeinpaares) nach der Reversion in dem Masse rückgebildet worden sind, dass sie nicht mehr äusserlich sichtbar, sondern bis auf imaginalscheibenartige, in die Körperwand eingesunkene Gebilde reduziert worden sind. Dass der genannte Prozess relativ bald zu einem völligen embryonalen Verlust der jedenfalls, im Vergleich mit den prosomalen Extremitätenanlagen als schon von vornherein schwach ausgebildet anzusehenden opisthosomalen Gliedmassenstummel führte, erscheint mit Rücksicht auf das soeben Angeführte sehr wahrscheinlich. Nach den übereinstimmenden Angaben derjenigen Autoren, welche überhaupt diese Frage berücksichtigt haben, entstehen nun die ersten Anlagen der opisthosomalen Respirationsorgane stets erst nach oder doch am Ende der Reversion (*Araneina, Pedipalpi*).

Durch den frühzeitigen embryonalen Verlust der opisthosomalen Extremitätenanlagen, bezw. durch die starke Kompression dieser ganzen Körperpartie, ging nun überhaupt das Bildungsmaterial zu den opisthosomalen Respirationsorganen verloren oder wurde doch zu diesem Zweck unbrauchbar, was dann natürlich auch den Verlust der ursprünglichen, ventralen opisthosomalen Respirationsorgane der Acaridenahnen herbeiführte.

Die Wahrscheinlichkeit eines derartigen supponierten Entwicklungsganges scheint durch einen Vergleich mit den entsprechenden embryonalen Verhältnissen derjenigen Arachnoiden, die in dieser Hinsicht näher untersucht worden sind, gestärkt zu werden, und zwar bieten namentlich die Pedipalpen recht lehrreiche Beispiele dar. Während die Scorpionen und Araneen noch äusserlich deutlich hervortretende embryonale opisthosomale Gliedmassenanlagen besitzen, sind diese bei den Pedipalpen, wie schon vorher bemerkt, mehr oder weniger stark reduziert worden, bezw. nicht mehr äusserlich sichtbar, andererseits aber dennoch in dem Masse in rudimentärem Zustande vorhanden, dass sie eben noch das für die Ausbildung der Respirationsorgane nötige Bildungsmaterial liefern können. Man vergleiche u. a. das oben (S. 64) betreffs *Telyphonus caudatus* gesagte.

Denken wir uns die bei *Telyphonus* bemerkte Rückbildungserscheinung noch einen Schritt weiter gegangen, so führt derselbe zunächst zu einer Unfähigkeit der opisthosomalen Gliedmassenanlagen als Grundlage für die embryonale Ausbildung der Respirationsorgane zu dienen, und schliesslich zu dem völligen Verschwinden der betreffenden Anlagen, bezw. zu dem Verlust der genannten Respirationsorgane, also eben zu dem Zustand, den wir für die nächsten Acaridenahnen vorausgesetzt haben

Unter den Pedipalpen findet sich auch eine Gruppe, die der *Palpigradi* (Koenenien), welche spezifischer Respirationsorgane entbehren. Leider ist die Embryonalentwicklung dieser Tiere noch unbekannt, so dass man betreffs der Frage, ob bei ihnen die embryonalen opisthosomalen Gliedmassenanlagen etwa eingebüsst worden sind, vorläufig in Ungewissheit bleibt. Andererseits kann jedoch auch eine Rückbildung der Respirationsorgane ohne das völlige Unterdrücken der betreffenden Gliedmassenanlagen eintreten, wie auch diese bekanntlich mitunter zur Ausbildung anderer Organe im Anspruch genommen werden (Pectines der Scorpionen, Spinnenwarzen der Araneen etc.). — Grassi, welcher als der Erste eine *Koenenia*-Art, *K. mirabilis*, entdeckte, macht schon auf die Abwesenheit besonderer Respirationsorgane aufmerksam (1886). Seine merkwürdige Auffassung, nach welcher *Koenenia* eine den Übergang von den Gigantostraken zu den Arachnoiden vermittelnde Form darstellen würde, welche bereits die Kiemen verloren und die Atmungsorgane des Luftlebens noch nicht erworben hatte, ist schon von Korschelt & Heider (1892, S. 559) genügend kritisiert worden. Wie diese letzt genannten Forscher betrachtet auch Börner (1904. S. 98) die Abwesenheit der Respirationsorgane als eine sekundäre, durch Reduktion erworbene Eigenschaft, und zwar ist er geneigt anzunehmen, dess die Koenenien am ehesten von Formen mit Lungen (nicht Tracheen) abzuleiten sind.

Nach der jetzt dargelegten Auffassung würden nun also die Vorfahren der Acariden von einem primären, mit opisthosomalen Respirationsorganen ausgestatteten, in einen sekundären, dieser Respirationsorgane entbehrenden Zustand übergangen sein. Die Frage, wie die respiratorischen Verhältnisse nach dem Verlust der genannten Atmungsorgane sich in den verschiedenen Milbengruppen phylogenetisch weiter gestaltet haben, ist bei dem gegenwärtigen Standpunkt der Acaridenforschung vielfach überaus schwierig zu beantworten. Wenn ich mir dennoch gestatte, einen Versuch in dieser Richtung zu machen, so geschieht dies mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass wir uns hierbei durchaus auf hypothetischen Boden stellen müssen.

Wir können wohl zuerst supponieren, dass nach dem Verlust der primären, opisthosomalen Respirationsorgane, wie die Koenenien, auch einige Milbengruppen zunächst in einen sekundären Zustand ohne jegliche spezifische Atmungsorgane eingetreten sind. Es lässt sich ferner denken, dass gewisse Milbengruppen noch auf diesem Zustand stehen geblieben sind. Am ehesten wäre dies zu erwarten bei Milben, welche in Übereinstimmung mit den Koenenien, eine geringe Körpergrösse [1] und, auch im ge-

[1] Die Körperlänge der von Hansen (1902) beschriebenen sechs *Koenenia*-Arten schwankt, das Flagellum ungerechnet, zwischen 0,65 und 1,25 mm. Neuerdings ist von Peyerimhoff (1906) eine Art beschrieben worden, die ohne Flagellum 2,8 mm misst und als eine gerade riesige Art bezeichnet wird.

schlechtsreifen Stadium, eine dünne, weiche Chitinhaut besitzen, sowie eine frei bewegliche, nicht parasitische Lebensweise führen. Dies trifft alles für die Tyroglyphinen zu, welche zudem inbezug auf die Ernährung (von pflanzlischen Stoffen) ihren nächsten Verwandten (den übrigen, zumeist parasitischen Sarcoptiden) gegenüber ein ursprünglicheres Verhalten bewahrt haben. Dazu kommt, dass die Jugendstadien, wenn wir von dem Hypopusstadium absehen, welches offenbar eine erst später erworbene Anomalie darstellt, den geschlechtsreifen Stadien sehr ähnlich sind, was ebenfalls als ein relativ primitiver Charakter zu deuten ist. Die zuerst genannten Umstände im Verein mit den zumeist trägen Bewegungen dieser Milben, weshalb sie auch keines besonders regen Luftwechsels bedürfen, machen es verständlich, dass die Tyroglyphinen besonderer Respirationsorgane entbehren können, dass m. a. W. für dieselben eine Hautatmung ausreichend ist. Es gibt bei ihnen in der Tat kein Kausalmoment, das überhaupt den Anstoss zu Neuerwerbung spezifischer Atmungsorgane, an Stelle der verloren gegangenen, geben würde. Wenn wir somit für die Tyroglyphinen inbezug auf die Respirationsorgane ein Stehenbleiben auf dem genannten sekundären Zustand annehmen dürften, so wird damit jedoch keineswegs gesagt, dass diese Milben überhaupt in ihren Organisationsverhältnissen etwa besonders ursprüngliche Charaktere aufweisen würden oder sonst den Acaridenahnen nahe ständen. Vielmehr müssen wir gestehen, dass die überall in der Acaridenordnung sich geltend machende retrograde Entwicklung in mancher Hinsicht bei den Tyroglyphinen schon recht weit gegangen ist.

Mit den Tyroglyphinen unzweifelhaft nahe verwandt [1], und wahrscheinlich von tyroglyphinenähnlichen Vorfahren hervorgegangen, sind die verschiedenen übrigen Sarcoptiden-Unterfamilien. Sie haben mit jenen die geringe, oft mikroskopisch kleine Körpergrösse und weichhäutige Körperbedeckung gemein und bedürfen wegen ihrer oft parasitischen Lebensweise, welche nach verschiedenen Richtungen gehende Modifikationen der Körpergestaltung und der inneren Organisationsverhältnisse hervorgerufen hat, noch weniger als die Tyroglyphinen eines spezifischen Respirationssystems. Wir können mit Rücksicht hierauf annehmen, dass auch diese Gruppe niemals prosomale Atmungsorgane besessen habe.

Wahrscheinlich gilt dies auch für die mikroskopischen *Demodicidae*, die nach Oudemans (1902 c, S. 56; 1906 a, S. 637; 1906 f) vermutlich von säugetierbewohnenden Sarcoptiden stammen und durch Anpassung an eine parasitische Lebensweise in engen Räumen (glandulae sebaceae der Mammalia) eine sekundäre Verlängerung des Körpers erworben haben.

Keine Spuren von Atmungsorganen zeigen ferner die *Eriophyidae* [2]. Diese in sich abgeschlossene, ausschliesslich an Pflanzen lebende und vorwiegend gallenbewohnende Familie zu den *Demodicidae*, mit denen sie eine oberflächliche Ähnlichkeit besitzen, in nähere Beziehung zu bringen, wie dies von einigen Autoren, wie Canestrini (1891; 1892),

[1] Diese Verwandtschaft kommt ja auch in der üblichen systematischen Anordnung dadurch zum Ausdruck dass die Tyroglyphinen eine Unterfamilie der Sarcoptiden bilden.

[2] Landois hat (1864, S. 359) ihnen irrig eine Art von Darmatmung zugeschrieben.

TROUESSART (1892) und BANKS (1894; 1904). getan worden ist, erscheint mir nicht gerechtfertigt. Die genannte Ähnlichkeit, welche vorwiegend in der sekundär wurmförmig verlängerten, geringelten Körpergestalt zum Vorschein kommt, stellt eher eine blosse Konvergenzerscheinung dar, bedingt von dem Leben auch dieser Tiere in engen Räumen, in Pflanzengallen, bezw. Cecidien [1]; bei den Eriophyiden hat übrigens diese sekundäre Veränderung der Körperform den Verlust der beiden hinteren Gangbeinpaare mitgebracht. Nach OUDEMANS (1902 c, S. 56; 1904, S. 95; 1906 a, S. 637; 1906 f) stammen die Eriophyidae „vermutlich von blätterbewohnenden Thrombidiidae" und zwar zunächst von dem Verwandtschaftskreis des *Tetranychus* ab. In welcher Gruppe wir ihre nächsten Verwandten zu suchen haben, lässt sich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit sagen. Meines Erachtens können jedoch die Eriophyiden aus Gründen, die in dem letzten Abschnitt vorliegender Arbeit dargelegt werden sollen, keineswegs zu dem Verwandtschaftskreis der Trombidiiden, ja überhaupt nicht zu irgendwelchen tracheenführenden Milbengruppen in genetische Beziehung gebracht werden. Es erscheint mir vielmehr wahrscheinlich, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Eriophyiden Formen mit prosomalen Tracheen nie aufgetreten sind, dass m. a. W. die Tracheenlosigkeit der Eriophyiden denselben sekundären Zustand wie diejenige der Tyroglyphinen darstellt.

Sämtliche übrigen Acaridengruppen besitzen, wenigstens im Prosoponstadium, im Vergleich mit den jetzt besprochenen eine verhältnismässig derbe und dicke, nicht selten sogar harte Chitinbedeckung, oder führen sie doch zumeist eine unvergleichlich lebhafter bewegliche Lebensweise, wodurch bei ihnen die Hautatmung erschwert wurde, bezw. sich als ungenügend erwies, und sich ein Bedürfnis neuer spezifischer Respirationsorgane anstatt der eingebüssten opisthosomalen einstellte. Dass diese neuerworbenen Atmungsorgane, die prosomalen Tracheen, gerade im Prosoma sich ausbildeten, wird verständlich, wenn wir bedenken, dass das Opisthosoma einer mehr oder weniger starken Reduktion unterzogen worden ist, wodurch die verschiedenen inneren Organsysteme ganz vorwiegend im Prosoma zu liegen kommen, weshalb ein Luftwechsel gerade hier am meisten vonnöten ist.

Um die verschiedene Lage der Stigmen in den verschiedenen Gruppen zu erklären, brauchen wir nicht die Zuflucht zu jener Verlagerungshypothese zu nehmen (vgl. oben, S. 70 f.), denn der genannte Unterschied wird durch die Annahme, dass diese neuerworbenen Tracheen, wenn auch morphogenetisch von ähnlichen Vorläufern [2], so doch unabhängig in den verschiedenen Gruppen entstanden sind, recht verständlich [3]. Zu ei-

[1] Unter den Eriophyiden finden sich auch freilebende Arten. Diese gehören aber der Subfamile *Phyllocoptinae* zu, welche, wie dies NALEPA (1892, S. 328; 1894 a, S. 17; 1894 b, S. 294) und OUDEMANS (1902 c, S. 64) hervorgehoben haben, unzweifelhaft einen phylogenetisch jüngeren Formenkreis bilden, der von den gallenbewohnenden *Eriophyinae* abzuleiten sind.

[2] Auf die Frage, in welchen Gebilden wir diese Vorläufer zu suchen haben, werden wir später zurückkommen.

[3] Vgl. auch TROUESSART (1892, S. 16, 28) — Wenn man auch durch jene Verlagerungshypothese, d. h. durch die Annahme einer Vorwärtsverschiebung, die verschiedene Lage der Stigmen bei denjenigen Gruppen, welche nur ein Stigmenpaar besitzen — welches Stigmenpaar dann überall als identisch zu betrachten

ner etwa ähnlichen Auffassung ist schon WAGNER gekommen, dessen Ausspruch ich mir gestatte wörtlich anzuführen: „das Auftreten der Stigmen am Cephalothorax [Prosoma] hängt mit dem Verschwinden derselben am Abdomen zusammen. Dieses letztere lässt sich vielleicht durch die bedeutende Entwickelung der Muskeln im Cephalothorax dieser Formen erklären: einerseits findet bei erhöhter Muskelthätigkeit eine bedeutende Zerstörung organischer Substanz statt, andererseits fördert die Muskelkontraktion die Luftventilation in den Tracheen" . . . .; „ausserdem hat die relativ schwache Entwickelung des Abdomens [Opisthosoma], welches bei den Acarinen stark reduziert ist, das Verschwinden der Stigmen an demselben zur Folge gehabt; die Lage der Stigmen lässt sich durch den Charakter oder den Grad der Entwickelung der entsprechenden Körpersegmente erklären" (1895, S. 125—126). In einigen später zu erörternden speziellen Punkten stehe ich jedoch mit WAGNER im Widerspruch.

In einigen Gruppen kann nun nachweisbar eine Rückbildung auch des neuerworbenen prosomalen Tracheensystems eintreten. So sind bei den vorwiegend süsswasserbewohnenden Hydrachniden die Stigmen geschlossen und auch die Tracheen haben öfters eine mehr oder weniger bemerkbare Reduktion erfahren. Bei den im Meere lebenden Halacariden (vgl. LOHMANN 1888, S. 40, 46, 126) sind die Tracheen schon völlig eingebüsst worden, und nur die rudimentären Stigmen weisen auf ihre Herkunft von tracheenführenden Prostigmata hin. Offenbar ist in beiden Gruppen die Reduktionserscheinung auf die aquatische Lebensweise zurückzuführen. In den *Heterostigmata* kommt ein Tracheensystem nur den Weibchen zu, wogegen den zumeist recht kurzlebigen Männchen sowohl Tracheen als auch Stigmen fehlen.

Eine recht interessante Gruppe stellen hinsichtlich ihres Tracheensystems die *Cryptostigmata* (*Oribatidae* aut.) dar. Nicht nur besitzen sie, im Gegensatz zu allen übrigen echten Acariden, vier Stigmenpaare, welche zudem in dem gegebenen Segment eine etwas anderweitige Lage einnehmen (vgl. oben, S. 59), sondern mehrere Umstände deuten noch darauf hin, dass sie im Vergleich mit den übrigen tracheenführenden Milben ihr Tracheensystem verhältnismässig spät erworben haben dürften. Die Jugendstadien vieler Oribatiden zeigen öfters eine überaus grosse Ähnlichkeit mit den Tyroglyphinen, weshalb sie auch mitunter mit solchen sogar verwechselt worden sind. Sie haben in den genannten Stadien mit diesen die gleiche Körpergestalt, die dünne und weiche Haut und die zunächst weissliche Farbe gemein, sie führen auch als Prosopa eine etwa ähnliche Lebensweise und zeigen inbezug auf ihre Organisationsverhältnisse (Mundbildung, Verdauungsorgane, Öldrusen, z. T. auch Generationsorgane etc.) in der Tat so

---

wäre (vgl. oben, S. 71) — zu erklären suchen wollte, so muss man jedenfalls vor der Tatsache, dass die Oribatiden vier Stigmenpaare besitzen, mit dieser Erklärung zu kurz kommen. Eine etwaige Annahme, dass in sämtlichen Milbengruppen infolge des Einbüssens der opisthosomalen Respirationsorgane zuerst in jedem prosomalen Segment ein Paar von Stigmen mit zugehörigen Tracheen erworben worden wäre, von denen dann in den verschiedenen Gruppen alle bis auf ein, und zwar auf ein je in verschiedenem Segment gelegenes, Paar (bei den Oribatiden bis auf vier Paare) rückgebildet worden wären, scheint mir weniger mutmasslich als die oben vertretene Auffassung. Andererseits finden sich mit Rücksicht auf die neueren Ergebnisse betreffs der Phylogenie der Arachnoiden für die Annahme, dass ihre Verfahren schon von Hause aus auch mit prosomalen Atmungsorganen ausgestattet waren, durchaus keine Anhaltspunkte.

viele Übereinstimmungen, dass wir kaum an einer wahren Blutsverwandtschaft zwischen beiden Gruppen zweifeln können. BERLESE, welcher die grosse Ähnlichkeit der Oribatidenlarven mit den Tyroglyphinen betont (1882/1897, S. 16), bezeichnet sogar, um diese Verwandtschaft hervorzuheben, die *Tyroglyphinae* und übrigen *Sarcoptidae* einerseits, den Verwandtschaftskreis der *Oribatidae* andererseits als *Cryptostigmata* I und II, und leitet den letztgenannten Verwandtschaftskreis von den *Tyroglyphinae* ab. Und CLAPARÈDE bemerkt, dass „manche Oribatiden einen acarusähnlichen [d. h. *Tyroglyphus*-ähnlichen] Zustand in der Jugend durchlaufen“ [1] (1869, S. 507; vgl. auch S. 516), eine Auffassung, welche auch von MURRAY (1877, S. 225) geteilt wird. Obwohl dieser Ausspruch CLAPARÈDE's von MICHAEL (1884 a, S. 82) getadelt worden ist, so muss ich dennoch der Ansicht sein, dass jener Autor gewissermassen das Richtige getroffen hat.

Die Ableitung einer tracheenführenden Gruppe von einer tracheenlosen könnte nun zwar auf den ersten Blick als wenig mutmasslich erscheinen, denn man ist ja gewohnt, bei den höheren Arthropoden die Tracheenlosigkeit dem tracheaten Zustand gegenüber als ein abgeleitetes und jedenfalls nicht als ein primäres Verhalten zu beurteilen. Wir müssen uns aber dessen erinnern, dass die Tracheenlosigkeit der Tyroglyphinen keineswegs ein primäres, sondern ein sekundäres Verhalten darstellt, und ausserdem sind wir ja aus den oben dargelegten Gründen gezwungen, für die *Cryptostigmata* (*Oribatidae*), ebensowohl wie für die übrigen tracheenführenden Acariden, eine Neuerwerbung des prosomalen Tracheensystems anzunehmen. Es fragt sich aber, weshalb die *Oribatidae* im Gegensatz zu ihren mutmasslichen Tyroglyphinen-ähnlichen Vorfahren überhaupt besonderer Atmungsorgane bedürfen. Dies lässt sich leicht erklären. Im Gegensatz zu den Tyroglyphinen besitzen die *Oribatidae* als Prosopa im allgemeinen eine sehr dicke, oft ausserordentlich harte Chitinbedeckung, die beinahe derjenigen der Coleopteren zu vergleichen ist, weshalb auch die nämlichen Milben „Käfermilben“ benannt worden sind. Infolge dessen konnte eine Hautatmung nicht mehr genügen, sondern die Neuerwerbung spezifischer Respirationsorgane stellte sich als ein dringendes Bedürfnis heraus [2].

Eine nähere Betrachtung der Tracheen der *Oribatidae* ergibt nun, dass diese Organe in verschiedenen Formenkreisen eine ungleich starke Entwicklung zeigen, sowie ferner — wie dies MICHAEL (1883, S. 19; 1884 a, S. 172) bemerkt — die interessante

---

[1] Nach CLAPARÈDE (l. c) hat die sechsfüssige Larve von *Hoplophora dasypus* (DUG.) (*contractilis* CLAP.), nach OUDEMANS (1906 b) die Larven von *Oribata geniculata* (L.), *O. clavipes* (HERM.) und *O. aurita* (C. L. KOCH) ganz in Übereinstimmung mit vielen Tyroglyphinen-Larven zwischen den Coxae des 1. und 2. Gangbeinpaares sog „Bruststiele“, was nochmehr für die wahre Verwandtschaft der Oribatiden und Tyroglyphinen spricht. Vgl. auch OUDEMANS (1906 g).

[2] Neuerdings wird von OUDEMANS (1902 c; 1904; 1906 a, S. 637; 1906 f) für die *Cryptostigmata*, aber nur für diese Gruppe, eine Neuerwerbung von Tracheen angenommen. Er sagt: „Diese [*Cryptostigmata*] stammen gewiss von tracheentragenden Acari ab; sie haben jedoch ihre Tracheen eingebüsst. Später erhielten sie einen harten Chitinpanzer, welcher die Entstehung von Tracheen veranlasste. Diese entstanden als Einstülpungen der weichen Haut da, wo die Beine am Körper beweglich verbunden sind, also zwischen den Coxae und Trochanteres“. Wo er sich die Lage der Stigmen der ursprünglichen Tracheen gedacht hat, geht aus diesem Ausspruch nicht hervor. Jedenfalls wird diese Neuerwerbung in Gegensatz zu den sonst bei den Acariden herrschenden trachealen Verhältnissen gestellt.

Tatsache, dass gerade diejenige Gattung (*Nothrus*), welche im Prosoponstadium „shows less progress from the nymphal stage than in other genera", und überhaupt ein relativ ursprüngliches Verhalten aufweist, auch ein sehr wenig ausgebildetes Tracheensystem besitzt [1]. Und diese geringe Ausbildung macht nicht den Eindruck der Rückbildung eines einst gut entwickelten Tracheensystems, sondern zeigt eher den Charakter eines noch nicht zur vollen Entfaltung gelangten. Diese Umstände im Verein mit der Tatsache, dass die *Cryptostigmata* mit den tracheenlosen Tyroglyphinen unzweifelhaft nahe verwandt sind und sich diesen gegenüber überhaupt als ein abgeleiteterer Formenkreis dokumentieren, deuten darauf hin, dass die *Cryptostigmata* phylogenetisch relativ spät ihre prosomalen Tracheen erworben haben und zwar erst, nachdem bei ihren Vorfahren die opisthosomalen Respirationsorgane schon völlig zu Grunde gegangen waren. Diese Schlussfolgerung wird noch mehr durch das späte ontogenetische Auftreten des Tracheensystems gerade in dieser Milbengruppe bestätigt; im Gegensatz zu allen übrigen tracheenführenden Acariden kommen nämlich bei den *Cryptostigmata*, obwohl sie ausser dem sechsfüssigen Larvenstadium sogar drei Nymphenstadien besitzen, die Tracheen noch nicht im Nymphen-, sondern nach Michael (1888 a, S. 596, 597) erst im Prosoponstadium zur Ausbildung.

Die übrigen tracheenführenden Acaridengruppen dagegen, welche ein verhältnismässig recht gut entwickeltes Tracheensystem aufweisen, insofern dasselbe nicht wieder rückgebildet worden ist (vgl. oben, S. 80) und im Gegensatz zu dem Verwandtschaftskreis der Oribatiden ihre Tracheen ontogenetisch im ersten Nymphenstadium (in einigen Ausnahmefällen angeblich schon im Larvenstadium; vgl. unten, S. 85—87) erhalten, haben eventuell ihre prosomalen Respirationsorgane auch phylogenetisch schon früher als die *Cryptostigmata* erworben, vielleicht kompensatorisch schon zu einer Zeit, wo die opisthosomalen Atmungsorgane noch nicht völlig eingebüsst worden waren [2].

---

[1] Unter den *Cryptostigmata* findet sich wenigstens eine Gattung, *Hoplophora*, — mitunter als Repräsentant einer besonderen Subfamilie betrachtet —, welche keine Tracheen besitzt; der von Claparède (1869, S. 512) beschriebene „Atmungsapparat", welcher von ihm mit der Lunge einer Lungenspinne verglichen wird, hat, wie dies Michael (1883, S. 19; 1884 a, S. 173—174) bemerkt, mit einem Respirationssystem nichts zu tun. Inwieweit in der phylogenetischen Entwicklung dieser Gattung jemals ein prosomales Tracheensystem vorhanden gewesen und wieder etwa rückgebildet worden ist, oder eine Neuerwerbung eines solchen nach dem *Tyroglyphus*-artigen tracheenlosen Zustand überhaupt nicht stattgefunden hat, muss vorläufig dahin gestellt bleiben. Gewisse Eigentümlichkeiten der Hoplophoren sprechen jedoch vielleicht eher für die letztere Alternative. Die Hoplophoren haben allerdings eine dicke Chitinhaut, weshalb das Vorkommen von Tracheen zu erwarten wäre, sie unterscheiden sich aber von allen übrigen *Cryptostigmata* dadurch, dass das Proterosoma gegen das Hysterosoma sehr beweglich ist und in Korrelation dazu der bei weitem grösste Teil des Prosoma ventral und lateral der dicken Chitinbekleidung entbehrt und nur eine dünne, weiche Haut besitzt. Michael hat auch betreffs dieser Gattung bemerkt: „it seems to me that there are other means to be found by which aeration could take place in *Hoplophora*. We know that in many softskinned acari, as *Tyroglyphus*, *Sarcoptes*, *Dermaleichus*, etc., respiration is performed by the general body-surface without special organs; now in *Hoplophora* in consequence of the movable ventral plate, so different to that of other *Oribatidae*, its opening and closing must have a bellowslike action, and great quantities of air must be drawn inside the carapace and over the delicate lining membranes through which aeration of the blood may well take place" (1883, S. 19—20; 1884 a, S. 174—175). Infolge dieser Eigentümlichkeit war die Erwerbung spezifischer Atmungsorgane für die betreffende Gattung nicht vonnöten.

[2] Auch bei den Solifugen ist aller Wahrscheinlichkeit nach sekundär (vgl. oben, S. 68) ein prosomales Stigmenpaar entstanden „as if to compensate for the small size of the abdominal stigmata" (Pocock 1893 a, S. 16.).

Das soeben erwähnte späte ontogenetische Auftreten des Tracheensystems bei den Acariden ist eine recht interessante Tatsache, welche unsere volle Beachtung verdient. Dadurch, dass die Tracheen, soweit unsere bisherigen Erfahrungen reichen, in der Regel nicht embryonal angelegt werden (vgl. unten, S. 84 f.), sondern erst in einem verhältnismässig späten postembryonalen Stadium (Nymphenstadium, bei den *Cryptostigmata* Prosoponstadium, nur ausnahmsweise im Larvenstadium) zur Ausbildung gelangen, stehen nämlich die Acariden in ziemlich schroffem Gegensatz [1] nicht nur zu den übrigen Arachnoiden, sondern zu allen tracheenführenden Arthropoden überhaupt. Dieser Umstand scheint mir sehr zu Gunsten der Auffassung zu sprechen, dass die prosomalen Tracheen der Acariden eine Neuerwerbung darstellen. Wagner ist geneigt „vorauszusetzen, dass bei den Acarinen die Bildung der Tracheen cänogenetisch in die postembryonale Periode versetzt worden ist, während ursprünglich die Acarinen auch im ersten Larvenstadium Tracheen besassen" (1895, S. 124). Ich kann den von ihm angeführten Grund dieser Voraussetzung (unbedeutende Grösse der Milbenlarven) keineswegs als hinreichend betrachten; einerseits entbehren auch die Larven der grössten Milbenarten der Tracheen, andererseits finden sich solche bei den Nymphen und Prosopa mehrerer fast mikroskopisch kleiner Arten, wie die ♀♀ der *Heterostigmata* u. a. mehr. Noch weniger kann das Fehlen der Tracheen in letzter Instanz auf Parasitismus (vgl. Weissenborn 1887, S. 108, 117; Wagner l. c.) zurückgeführt werden, und zwar schon aus dem Grunde, weil die Mehrzahl der Acariden weder parasitisch leben noch von parasitischen Formen abzuleiten sind (vgl. oben, S. 75 Fussnote 1). Es gibt meines Erachtens in der Tat keinen stichhaltigen Grund für die Annahme einer zeitlich cänogenetischen Verschiebung des Tracheensystems. Unter solchen Umständen ist es schwierig zu verstehen, weshalb die betreffenden Tracheen, falls sie wirklich primitive Gebilde darstellten, in Übereinstimmung mit den Tracheen der Ateloceraten und den opisthosomalen Respirationsorganen der Arachnoiden nicht allgemein schon beim Embryo angelegt würden. Ebenso unbegreiflich bleibt es, dass sogar noch die Milbenlarven, im Gegensatz zu den Insektenlarven — die ja öfters ein viel reichlicher entfaltetes Tracheensystem als die Imagines besitzen, was mit Hinblick auf die mutmasslichen diesbezüglichen Verhältnisse der Insektenvorfahren (vgl. Palmén 1877, S 105, 128) recht verständlich ist — in den bei weitem meisten Fällen des Tracheensystems gänzlich entbehren (vgl. unten, S. 85 ff.). Durch die Annahme dagegen, dass die Acariden ihre primären opisthosomalen Atmungsorgane, welche aller Wahrscheinlichkeit nach in Übereinstimmung mit den entsprechenden der übrigen Arachnoiden einst embryonal angelegt worden waren, eingebüsst und neue prosomale Tracheen erworben haben, ergibt sich das späte Auftreten dieser Tracheen in der ontogenetischen Entwicklung ganz ungezwungen als selbstverständlich. Vielleicht lässt sich auch die oben (S. 52) für *Ped. graminum* bemerkte, fortwährend progressive Entfaltung des Tracheensystems in der relativ späten postembryonalen Periode, beim

[1] Diesem Gegensatz kann ich jedoch keineswegs den von Abendroth (1868, S. 33, 56) supponierten taxonomischen Wert zuerkennen.

Übergang aus der Nymphe in das Prosopon. als Indizium eines verhältnismässig jungen Alters des Tracheensystems deuten [1].

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass bei den Embryonen einiger *Prostigmata* ein Paar eigentümlicher, zumeist zapfenförmiger Gebilde beschrieben worden ist, welche TRÄGÅRDH (1904) als Apodermalorgane bezeichnet, weil sie zu dem den Embryo umschliessenden sogenannten Apoderma in Beziehung stehen. Nach HENKING, welcher diese Gebilde bei dem Embryo von *Trombidium fuliginosum* beschreibt, wo sie zwischen den Coxae der beiden ersten Gangbeinpaare auftreten, dienen sie dem Embryo zur Vermittelung der Respiration und stellen vielleicht Reste als Urtracheen dar (1882, S. 621). Während KRAMER (1891, S. 3) die nämlichen Gebilde (bei den Hydrachniden) als eine Art von Suspensionsapparat betrachtet und ihre Natur als Urtracheen in Abrede stellt, schliesst sich TRÄGÅRDH (1904, S. 100) betreffs der Bedeutung dieser Organe bei den Landmilben HENKING's Deutung an und scheint wenigstens bei *Pimeliaphilus* das definitive Tracheensystem in genetische Beziehung zu den betreffenden embryonalen Gebilden stellen zu wollen. Auch bei *Pimeliaphilus* gehen aber diese Zapfen „bei dem Abwerfen des Apodermas zu Grunde" (TRÄGÅRDH, l. c., p. 33), so dass ein wahrer organischer Zusammenhang zwischen denselben und den definitiven Tracheen bei weitem nicht nachgewiesen worden ist. Und eine tatsächliche Beziehung des Tracheensystems zu den Apodermalorganen ist in den übrigen bisher bekannten Fällen noch weniger wahrscheinlich, weil die künftigen Stigmen sich meistens, namentlich bei *Trombidium* und den Hydrachniden, von den Apodermalorganen weit entfernt liegen und offenbar einem ganz anderen Segment zugehören. Nach HENKING geht übrigens das erst bei der Nymphe auftretende Tracheensystem bei *Trombidium* keineswegs aus den als Urtracheen bezeichneten Gebilden hervor.

„Dass bei dem *Trombidium*-Typus aus den Organen bei der Larve keine Atmungsorgane entstehen, ist", nach TRÄGÅRDH (l. c., p. 100), „wie dass sie überhaupt keine Tracheen besitzt, als eine auf ihre parasitische Lebensweise zurückzuführende Degeneration anzusehen". Ich kann dieser Auffassung nicht zustimmen, denn es erscheint mir wenig mutmasslich, dass die temporäre und keineswegs ausgesprochene ektoparasitische Lebensweise der *Trombidium*-Larve das Einbüssen des Tracheensystems bewirken würde, während in vielen anderen Milbengruppen ein ähnlicher oder sogar noch exquisiterer Parasitismus (z. B. bei *Pterygosoma* [*Geckobia*] und *Sarcopterus* unter den *Prostigmata*, den *Dermanyssinae*, *Pteroptinae* und mehreren *Gamasinae* unter den *Mesostigmata*, sämtlichen *Metastigmata* etc., die in allen Entwicklungsstadien parasitisch leben) gar keinen degenerierenden Einfluss auf das Tracheensystem (der Nymphen und Prosopa) ausgeübt hat [2]. Und ferner, wenn die Tracheen der Larve einer solchen De-

[1] Nach PAGENSTECHER (1861 a, S. 35) und BONNET (1907, S. 150) zeigt auch bei *Ixodes* das Prosopon ein viel reichlicher entfaltetes Tracheensystem als die Nymphe.

[2] TRÄGÅRDH's Vergleich (op. cit., p. 36 und Fussnote 1) der parasitischen Lebensweise der *Trombidium*-Larve mit derjenigen von *Atax* ist wenig glücklich gewählt, denn diese Milbe lebt ja auch als Prosopon schmarotzend und zwar in der Mantelhöhle gewisser Muscheln, aus welcher sie nach CLAPARÈDE (1869, S. 451) nur selten herauszukommen scheint, führt also eine Lebensweise, die beinahe mit derjenigen eines Endo-

generation unterworfen waren, wie ist dann die Entstehung des gut entwickelten Tracheensystems der Nymphe und des Prosopons zu erklären? In der Tat, bisher ist bei den Acariden ein embryonales Anlegen eines wahren Tracheensystems noch nie unzweideutig nachgewiesen worden [1].

Von der allgemein herrschenden Regel, dass die Milbenlarven noch jedes Tracheensystems entbehren, sollen sich angeblich einige Ausnahmen finden. So behauptet Oudemans (1906 g, S. 86), dass bei der Larve von *Rhipicephalus sanguineus* „achter coxae IV reeds duidelijke rudimentaire stigmata" und zwar erblickt er hierin einen primitiven Charakter. Wenn das Tier aber vier Coxenpaare, bezw. vier Extremitätenpaare besass, so lag ja eine Nymphe und nicht eine sechsfüssige Larve vor. Salmon & Stiles erwähnen bei Ixodidenlarven „three pairs of stigma-like structures. One pair between coxae I and II; a second pair between coxae II and III; and a third pair . . . posterior to coxae III." (1901, S. 396; vgl. auch S. 410). Nach Marx (1892, S. 279) finden sich keine Tracheen in Zusammenhang mit diesen Gebilden, welche er für Öffnungen irgend welcher Drüsen hält. Nach den übereinstimmenden Angaben einer grossen Anzahl von Autoren entbehren bekanntlich die Larven der *Ixodidae* gänzlich eines Tracheensystems. Dies wird u. A. neuerdings von Bonnet, welcher die Larven nicht nur superfiziell, sondern auch an Schnittpräparaten untersucht hat, wieder ausdrücklich bemerkt (1907, S. 146, 148). Nach einer Angabe von Fumouze & Robin (1867, S. 566) sollen die *Cheyletus*-Larven Stigmen besitzen und Berlese spricht ganz beiläufig von Stigmen bei *Pterygosoma*- (*Geckobia*)-Larven („in larva stigmata sunt tantum prominula" 1882/1893, Fasc. LV. N:o 2; vgl. auch Fasc. II. N:o 1). Ob diese angeblichen Stigmen auch in Tracheen führen, wird von ihm nicht erwähnt. Neuerdings hat Trägårdh (1904) die nämliche Frage erörtert und spricht die Ansicht aus, dass „wenigstens in vielen Fällen die Trombidiidenlarven ein entwickeltes Tracheensystem besitzen" (l. c., p. 36).

Diese Ansicht sucht er zu begründen einerseits durch die Annahme, dass bei den Larven von *Trombidium* „möglicherweise die Abwesenheit des Tracheensystems auf die parasitische Lebensweise zurückzuführen ist, es also nicht ratsam ist sie zu verallgemeinern" (1904, S. 36), andererseits durch das angebliche Vorkommen eines entwickelten Tracheensystems bei den Larven der von ihm neubeschriebenen Milben *Phytoptipalpus*

parasiten zu vergleichen ist. Dass dieser ausgesprochene Parasitismus zum Verlust des Tracheensystems (des Prosopons) geführt hat, ist recht begreiflich und eignet sich nicht als Argument zum Erklären des Fehlens der Tracheen bei der *Trombidium*-Larve.

[1] Vielleicht sind die betreffenden zapfenförmigen Gebilde von *Trombidium*, *Bdella* (vgl. Trägårdh 1900, S. 11) und von Hydrachniden mit den Lateralorganen der Solifugen (vgl. Heymons 1904) zu vergleichen. Sie haben mit diesen die gleiche Lage, eine ziemlich ähnliche Gestalt und gehen ebenfalls am Ende der Embryonalperiode zu Grunde. Auch die Lateralorgane der Solifugen haben nach Heymons mutmasslich eine respiratorische Funktion. — Ob dagegen die Apodermalorgane der *Pimeliaphilus*- und *Tetranychus*-Typen (vgl. Trägårdh 1904, S. 98–99) mit den soeben besprochenen überhaupt homolog sind, erscheint sehr fraglich; vielleicht sind sie, wie der sogenannte Eizahn, als provisorische, sekundär erworbene embryonale Organe anzusehen.

paradoxus und *Pimeliaphilus podapolipophagus*, die zwei verschiedenen Subfamilien der *Trombidiidae* und zwar den *Tetranychinae*, bezw. den *Rhaphignathinae* zugehören [1].

Dem ersten Argument kann ich, wie schon vorher erwähnt (S. 84 f.), keine Beweiskraft zuerkennen. Was den *Phytoptipalpus paradoxus* betrifft, so muss ich mich TRÄGÅRDH's Deutung sehr skeptisch gegenüberstellen. Bei dieser Art hat TRÄGÅRDH nur sechsbeinige Formen beobachtet, welche, obwohl sie Häutungen durchmachen, doch nur als wahre Larven betrachtet werden, die schon in diesem Stadium geschlechtsreif seien. Als Beweis für die Auffassung, dass diese sechsbeinigen Formen nicht durch Reduktion eines vierten Beinpaares entstanden seien, wird angeführt, dass in diesem Falle „noch Spuren der Epimeren dieses Beinpaares vorhanden sein würden, was aber keineswegs der Fall ist, sondern sie sind wahre Larvenformen“ (op. cit., p. 21). Dieses Argument ist mir unbegreiflich. Erstens sind ja bei anderen Milben (z. B. *Podapolipus*-♀) tatsächlich Beinpaare rückgebildet worden, ohne dass irgend welche Spuren der „Epimeren“ dieser Beine vorhanden sind [2]. Zweitens kann ich nicht einsehen, weshalb die „Epimeren“, die ja morphologisch nicht anders sind, als die Coxalglieder der Beine (vgl. oben, S. 39 ff.), nach der Reduktion der betreffenden Extremitäten dennoch allein zurückbleiben müssten. Und weshalb könnten wir nicht bei *Phytoptipalpus* das definitive sechsbeinige Stadium als Prosopon auffassen, das „in Bezug auf die Beine larvale Charaktere beibehalten“ hat, wie dies TRÄGÅRDH selbst (1904, S. 113) für das sechsbeinige männliche Prosopon des *Podapolipus apodus* angibt und hierin „nichts Befremdendes“ findet?

Durch die Auffassung des letzten, geschlechtsreifen Stadiums als Prosopon wird in der Tat das Paradoxale bei *Phytoptipalpus paradoxus* im wesentlichen verringert. So finden hierdurch mehrere sonst höchst merkwürdige Dinge, — wie dass „die Entwicklung offenbar in der Weise verkürzt“ sei, „dass die Tiere schon in dem larvalen Stadium, unter Wegfall des Nymphen- und Prosoponstadiums, geschlechtsreif werden, ein unter den Acariden allein dastehendes Verhältnis“ (TRÄRÅRDH 1904, S. 21), sowie ferner die angeblichen wiederholten larvalen Häutungen, eine Erscheinung, die ebenfalls in schroffem Gegensatz zu der bei den Acariden herrschenden Regel steht — eine ebenso einfache wie natürliche Erklärung. Und recht merkwürdig erscheint es, dass bei einer stark abgekürzten Entwicklung die Verhältnisse für die Larven komplizierter als sonst unter den Milben sich gestalten würden. Wenn wir dagegen das definitive, geschlechtsreife Stadium [3] als Prosopon auffassen, findet bei *Phytoptipalpus* eine

---

[1] TRÄGÅRDH gibt an (1904, S. 34), dass „es die vorherrschende Ansicht zu sein scheint, dass die Prostigmaten erst im Prosoponstadium ein Tracheensystem bekommen“. Es ist aber eine allgemein bekannte Tatsache, dass schon die Nymphen Tracheen besitzen.

[2] Vgl. auch ROVELLI & GRASSI (1888) und TRÄGÅRDH (1902). Auch bei den Eriophyiden sind ja zwei Beinpaare rückgebildet worden, ohne dass irgend welche Spuren von „Epimeren“ vorhanden sind.

[3] TRÄGÅRDH's Angaben betreffs dieses Stadiums sind ebenfalls recht eigentümlich. So heisst es (S. 23) „bei unserer Art ist das Vorkommen von Parthenogenese dadurch ausgeschlossen, dass die ♀ Larven zusammen mit ♂ Larven vorkommen“ und (S. 20) „die ♂ Larve besitzt einen Penis, entbehrt aber eine Genitalöffnung“, was wohl für die wahre Larvennatur des Tieres sprechen soll. Es wäre nun interessant zu erfahren, wie sich unter so fatalen Umständen die Fortpflanzung dieser Art nach des Verfassers Ansicht eigentlich vollzieht! Er setzt eine Befruchtung der ♀ Larven durch die ♂ Larven voraus, erwähnt aber nicht auf welche Weise er sich eine Begattung ohne männliche Genitalöffnung gedacht hat!

ähnlich abgekürzte Entwicklung wie bei den *Tarsonemidae* statt [1], bei denen zudem, ganz wie bei jener Gattung, schon im Larvenstadium ein ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus existiert.

Trägårdh gibt nun an, dass bei sämtlichen „Larvenformen" — er unterscheidet eine männliche und zwei weibliche, (von welchen letzteren jedoch die eine etwas problematisch erscheint) — Tracheen vorkommen. Inwieweit diese Tracheen auch in sämtlichen „Larvenstadien", nicht nur in den späteren, sondern auch in dem ersten, aus dem Ei soeben ausgeschlüpften, vorhanden sind, darüber bleiben wir in Ungewissheit, und doch wäre gerade diese Kenntnis das entscheidende Moment. Ist dieses letztere nicht der Fall, so möchte ich darin noch einen weiteren Grund für die Auffassung sehen, dass das definitive Stadium als Prosopon zu betrachten ist (bei der ♀ Larve N:o 2, welche vielleicht eine Häutung mehr durchmacht, vgl. Trägårdh, l. c., p. 17, 20, kommt demgemäss mutmasslich sogar ein Nymphenstadium vor). Wenn aber Tracheen schon in dem ersten postembryonalen Stadium vorkommen, dann — aber auch erst dann — können wir füglich das Tracheensystem als ein wirklich „larvales" ansehen; doch läge noch sogar die Möglichkeit vor, dass bei dieser Art, das Männchen, wenn auch vielleicht nicht, wei bei *Pediculoides ventricosus,* im prosopalen, so doch, wie bei *Pteroptus,* im Nymphenstadium, die Eihülle verlässt. Nach alledem, was ich oben angeführt habe, muss ich also der Ansicht sein, dass ein Beweis, dass bei *Phyloptipalpus paradoxus* auch die wahren Larven Tracheen besässen, noch keineswegs erbracht worden ist.

Nach Trägårdh besitzen ferner schon die Larven von *Pimeliaphilus* und *Pterygosoma* sogenannte Stigmatahörner, „wenn diese auch bedeutend kürzer als bei den Prosopa sind", bei letztgenannter Gattung sogar „sehr klein" (1904, S. 34, 47). Der genannte Verfasser spricht zwar von dem „Vorhandensein eines Tracheensystems im Larvenstadium" bei *Pimeliaphilus* (op. cit., p. 34; vgl. auch S. 36), ich habe aber aus seiner Darstellung nicht sicher ermitteln können, ob die Larve tatsächlich ein vollständig entwickeltes Tracheensystem besitzt, oder ob er nur das Vorkommen von Stigmatahörnern etwa mit dem Vorhandensein eines Tracheensystems gleichsetzt. Neuerdings ist von Oudemans (1906 i) das Vorkommen von Tracheen bei den Larven einiger *Cheletinae* (*Syringophilus, Cheletoides*) bemerkt worden.

Durch die bisherigen Angaben kann ich also vorläufig nicht davon überzeugt werden, dass die Trombidiidenlarven in vielen Fällen ein entwickeltes Tracheensystem besässen. Vielmehr sind larvale Tracheen nur bei einer ganz verschwindend geringen Anzahl von Arten beobachtet worden, während sonst in der überaus grossen Schaar tracheenführender Milben irgendwelche Spuren eines Tracheensystems schon im Larvenstadium nicht vorkommen. Wenn nun aber auch bei den Larven einzelner Acariden ein mehr oder weniger ausgebildetes Tracheensystem zu finden ist, so folgt daraus noch

[1] Abgesehen davon, dass das letzte Beinpaar definitiv rückgebildet worden ist. Mit Rücksicht darauf, dass die zumeist gallenbewohnenden Eriophyiden die zwei letzten Beinpaare eingebüsst haben, ist es wenig überraschend, dass bei dem ebenfalls gallenbewohnenden *Phyloptipalpus* das letzte Paar eine ähnliche Reduktion erfahren hat.

keineswegs, dass dieses Tracheensystem etwa eine primäre Eigenschaft der Acariden darstellen würde. Wir dürften diesen Umstand vielleicht eher dahin beurteilen, dass eine Zurückverschiebung prosopaler, bezw. nymphaler Charaktere auf das Larvenstadium stattgefunden hat. Derartige Erscheinungen sind ja in anderer Hinsicht vielfach unter den Insekten beobachtet worden, und eine allmähliche Zurückverschiebung der in der phylogenetischem Entwicklung neu erworbenen Charaktere auf immer frühere ontogenetische Stadien ist ja eine allgemein anerkannte biologische Erscheinung [1]. Eine solche Zurückverschiebung erscheint ferner gerade bei den Milben um so wahrscheinlicher, da bei diesen Tieren, wie wir dies weiter unten sehen werden, eine sehr prägnante Tendenz zur Verkürzung der postembryonalen Entwicklung sich geltend macht.

Fassen wir, nach diesem Exkurs, das oben betreffs des Respirationssystems der einzelnen Milbengruppen Dargelegte kurz zusammen, so ergibt sich, dass die respiratorische Tätigkeit in der phylogenetischen Entwicklung der respektiven Gruppen sich z. T. verschieden gestaltet haben dürfte. So ist wahrscheinlich in einem, die *Tyroglyphinae* und übrigen *Sarcoptidae* sowie die *Demodicidae* umfassenden Formenkreis, wie auch ferner bei den *Eriophyidae*, jener primäre (I), mit opisthosomalen Respirationsorganen ausgestattete Zustand in einen sekundären (II A), aller besonderen Atmungsorgane entbehrenden, übergangen. Zu dem Formenkreis der Tyroglyphinen-Vorfahren gehörten auch die nächsten Vorläufer der *Cryptostigmata (Oribatidae)*, welche letztere selbst später, tertiär (III A), ihre prosomalen Tracheen erworben haben dürften [2]. In den übrigen Milbengruppen dürfte mutmasslich ein etwas verschiedener Entwicklungsgang stattgefunden haben. Der genannte primäre (I) Zustand ging vielleicht zunächst in ein sekundäres (II B) Stadium über, wo die opisthosomalen Respirationsorgane zwar schon reduziert, aber noch nicht völlig eingebüsst worden waren und gleichzeitig — weil die betreffenden Tiere im Vergleich mit den Tyroglyphinen etc. eine verhältnismässig derbe Haut besassen, wodurch eine Hautatmung erschwert wurde — kompensatorisch ein prosomales Tracheensystem (in verschiedenen Gruppen mit Stigmen an verschiedenen Stellen) sich ausbildete. Schliesslich gingen die opisthosomalen Respirationsorgane allmählich zu Grunde, dafür gewann aber das prosomale Tracheensystem eine progressive, reichlichere Entfaltung. Auf diesem tertiären (III B) Stadium stehen gegenwärtig die meisten, und zwar die mit einem Stigmenpaar [3] versehenen Milbengruppen [4]. In

---

[1] Der ausgesprochene Geschlechtsdimorphismus schon bei den Larven von *Phytoptipalpus* und der *Heterostigmata* ist eben ein handgreiflicher Beweis einer solchen Zurückverschiebung.

[2] *Hoplophora* steht jedoch mutmasslich noch auf der Stufe II A (vgl. oben, S. 82, Fussnote 1).

[3] Noch später erwarben die *Holothyridae* das Luftorgan mit dem zweiten Stigmenpaar.

[4] Auf die Frage nach den gegenseitigen Beziehungen dieser Milbengruppen will ich hier nicht eingehen. — Nach der hier vertretenen Auffassung würden also die Tracheen der *Metastigmata, Mesostigmata* und *Parastigmata*, deren Stigmen resp. in dem Segment des 4, 3 und 2. Laufbeinpaares liegen (nach Oudemans zwischen den Segmenten, vgl. oben S. 58 Fussnote 1) je mit dem an demselben Segment ausmündenden Tracheenpaar der *Cryptostigmata* nicht direkt homolog sein. Gegen diese Homologie spricht übrigens auch die bei den *Cryptostigmata* abweichende Lage der Stigmen, in nächster Beziehung zur Einlenkungsstelle der Beine

gewissen Familien (*Halacaridae*, einzelne *Hydrachnidae*, ♂ der *Heterostigmata*) ist dann quartär (IV B) ein Verlust auch der prosomalen Atmungsorgane eingetreten [1]. Der grösseren Übersichtlichkeit wegen wird diese Auffassung noch veranschaulicht in der nachstehenden

Tabelle zur Erläuterung der vermutlichen phylogenetischen Stufen der Respirationsorgane der Acariden. [2]

Phylogen. Stufe			Phylogen. Stufe
III A	*Cryptostigmata*	*Heterostigmata* (♂) Einzelne *Hydrachnidae* *Halacaridae*	IV B
II A	*Demodicidae* *Sarcoptidae ceter.* *Tyroglyphinae* Vorläufer der *Cryptostigmata* *Hoplophora* *Eriophyidae*	*Metastigmata* *Mesostigmata* *Parastigmata* [3] *Heterostigmata* (♀) *Stomatostigmata* *Prostigmata* [4]	III B
		Ehemalige Formenkreise der Acariden.	II B
I	Vorfahren der Acariden.		I

[1] Aus dieser Darlegung geht hervor, dass eine primäre Einteilung der Acariden nach der An- oder Abwesenheit eines Tracheensystems (vgl. u. A. KRAMER 1877 b, S. 217; HALLER 1881 a; HAECKEL 1896, S. 679) eine durchaus artifizielle ist.

[2] Vgl. Seite 88 im Text. Es werden hier vorläufig noch die Termini OUDEMANS' angewendet.

[3] Betreffs der *Holothyridae* siehe S. 58 Fussnote 4 und S. 88, Fussnote 3.

[4] Pro maxima parte.

Nachdem wir nun meiner Ansicht nach die prosomalen Tracheen der Acariden als eine Neuerwerbung betrachten müssen, fragt es sich, auf welche Vorläufer wir dieselben zurückzuführen haben, denn dass sie vollständig neu entstandene Gebilde darstellen würden, scheint mir auch hier aus den von PALMÉN (1877, S. 130, 140) angeführten Gründen nicht möglich. Leider fehlt uns gegenwärtig fast jede Auskunft über die ontogenetische Entwicklung dieser Tracheen, so dass wir uns in der genannten Hinsicht noch keine sicheren Aufschlüsse bilden können.[1] Speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen wären sehr erwünscht; leider bietet *Pediculopsis graminum* wegen seiner fast mikroskopischen Kleinheit kein günstiges Objekt dar. Es liegt inzwischen auf der Hand, die Tracheen am ehesten als Derivate von Hautdrüsen aufzufassen.

BERNARD will (1893 a; 1896, S. 377, 379) die in verschiedenen Arachnoidengruppen vorkommenden, bekanntlich nur im Prosoma und zwar entweder im Segment des 3. oder des 5. Extremitätenpaares gelegenen Coxaldrüsen[2], die er im Gegensatz zu anderen Forschern nicht auf Nephridien, sondern auf „setiparous sacs" zurückführt, mit den Tracheen anderer Segmente homologisieren und gibt für diese Ansicht folgende Argumente an: „(1) their appearing in line with the tracheae and spinning-glands, (2) their occurrence in the cephalothorax, and (3) their absence from the 4-th segment[3] and from the abdomen" (1896, S. 379—380). Ohne mich des Näheren auf diese Frage einzulassen — BERNARD's Auffassung hat übrigens keine Zustimmung erfahren und steht im Widerspruch mit den embryologischen Befunden vieler Autoren[4] — will ich nur bemerken, dass nach MICHAEL bei den *Oribatidae* eine paarige Drüse vorkommt, welche er mit der Coxaldrüse des Skorpions und des *Limulus*[5], bezw. mit einem Paar von Nephridien (mit denen sie inbezug auf die Gestalt und Struktur eine nicht geringe Ähnlichkeit aufweist) vergleicht (1883, S. 21—22, Pl. I. Figg. 8, 9; 1884 a, S. 179, Pl. F, Figg. 12, 13). In demselben Segment, wo sich die Ausmündungsstelle dieser Drüse liegt — die Öffnung selbst konnte ebensowenig wie bei vielen anderen Arachnoiden aufgefunden werden — findet sich nun auch eines der vier bei den *Oribatidae* vorkommenden Stigmenpaare. Falls die genannte Drüse tatsächlich eine Coxaldrüse darstellt, was allerdings recht wahrscheinlich erscheint, so muss die von BERNARD supponierte Homologie derselben mit einer Trachee wenigstens in vorliegendem Falle entschieden zurückgewiesen werden.

---

[1] Nach BONNET (1907, S. 150) entstehen bei den Ixodiden beim Übergang vom Larven- zum Nymphenstadium die Tracheen mit ihren Stigmen „sous forme d'invaginations ectodermiques."

[2] Vgl. u. A. BERTKAU (1885 a; 1885 b), STURANY (1891), LAURIE (1894) und BÖRNER (1904).

[3] Wo bei den Solifugen das prosomale Stigmenpaar liegt.

[4] Vgl. ausser den soeben erwähnten noch LAURIE (1890), FAUSSEK (1891 b; 1892), LEBEDINSKY (1892), KINGSLEY (1894) etc., um die speziell auf *Limulus* und die Crustaceen sich beziehenden Arbeiten hier ganz unberücksichtigt zu lassen.

[5] Ihrer segmentalen Lage nach — die Ausmündungsstelle scheint nach MICHAEL's Abbildung dem Segment des 1. Gangbeinpaares zu gehören — würde diese Drüse vielleicht eher mit der Coxaldrüse der Dipneumones (vgl. STURANY 1891), des *Phalangium* (vgl. LEBEDINSKY 1892; LAURIE 1894), und der Pedipalpen (vgl. LAURIE l. c. und BÖRNER 1904) zu vergleichen sein.

Mit Rücksicht darauf, dass in den verschiedenen Milbengruppen die Stigmen verschiedenen Segmenten zugehören und in einem und demselben Segment stets nur ein Stigmenpaar vorkommt, kann es nahe liegen, auf die ehemalige Existenz segmental angeordneter Hautdrüsen zu schliessen, von denen in den betreffenden Gruppen ein gewisses Paar (bei den *Oribatidae* deren vier Paare) sich zu Tracheen umgebildet hat, während die übrigen entweder rückgebildet worden sind oder vielleicht noch hie und da als Drüsen persistieren. In dieser Hinsicht verdienen die von Winkler (1888, S. 321, 335) bei den Gamasiden erwähnten zwischen den Hüftmuskeln der Beine vorkommenden, mit gewundenem Ausführungsgang versehenen Drüsen und die „eigentümliche Drüse am Grunde jeder Mandibel" unsere Beachtung. Von recht grossem Interesse ist ferner die neuerdings von Nordenskiöld gemachte Entdeckung einer eigenartigen, vorher unbekannten Hautdrüse bei *Ixodes*, deren Mündung „zwischen dem Vorderrande des Rückenschildes und der Mundöffnung gelegen" ist (1906, S. 122). Diese Lage ist nach dem genannten Autor „insofern bemerkenswert, als seine Mündung genau dieselbe Lage einnimmt wie die Stigmen der prostigmalen Milben, ein Umstand, der für die bekannte Theorie von der Herleitung der Tracheen aus Hautdrüsenbildungen ein Interesse haben dürfte" (1908, S. 668). Diese Entdeckung einer neuen Drüse bei *Ixodes*, welche jedoch zu den vorher in anatomischer Hinsicht am besten bekannten Milben gehört, lässt uns vielleicht auf ähnliche Befunde bei anderen Milben hoffen, die für die Beurteilung vorliegender Frage von Gewicht sein können. Auch von diesem Gesichtspunkte aus muss ich mit Sturany (1891, S. 145) eine ausgedehnte vergleichende Untersuchung der Drüsen bei den Milben als sehr wünschenswert bezeichnen.

Andererseits lässt sich auch denken, dass die Tracheen der Acariden nicht von von Hause aus regelmässig segmental angeordneten Drüsen herstammen, sondern dass von den auf dem Körper zerstreut liegenden Hautdrüsen — wie solche ja noch heutzutage bei sehr vielen Milben in reichlicher Anzahl vorhanden sind — ein gegebenes Paar, in den verschiedenen Acaridengruppen in verschiedenen Segmenten, zum respiratorischen Zweck sich allmählich in Tracheen transformierte. Dass hierbei die Tracheen in der Regel aus Drüsen hervorgingen, die mehr oder weniger nahe den Gliedmassen des betreffenden Segmentes lagen, dürfte auf die von Kennel (1891, S. 30), jedoch in anderem Zusammenhang, hervorgehobenen Faktoren zurückzuführen sein.

Welche von diesen beiden Alternativen nun auch als die wahrscheinlichere erscheinen mag, so wird jedenfalls die Supposition, dass die Milbentracheen von Hautdrüsen abzuleiten sind, dadurch keineswegs beeinträchtigt. Diese Schlussfolgerung bedeutet nicht, wie dies Lamy (1902, S. 253) zu meinen scheint, dass die Tracheen der Acariden mit denen der Ateloceraten, die ebenfalls auf transformierte Hautdrüsen zurückgeführt worden sind, direkt homolog, d. h. homophyletischen Ursprungs seien (vgl. auch oben, S 70). Die Tracheen der Ateloceraten sind zweifelsohne schon alte Gebilde, welche — wenn auch in primitiverer Gestalt als bei irgend welcher jetzt lebenden Art — als Erbteil von den Ateloceratenvorfahren übernommen worden sind und demgemäss auch ontogenetisch

schon früh in der embryonalen Periode angelegt werden. Die Tracheen der Acariden stellen nach der hier vertretenen Auffassung phylogenetisch recht spät, wahrscheinlich erst nach der Abtrennung des Acaridenzweiges von dem Arachnoidenstamme — welcher leztere in keinem direkten genetischen Zusammenhang mit dem Ateloceratenstamme stehen dürfte — neu erworbene Respirationsorgane dar [1], weshalb sie auch ontogenetisch erst in einem verhältnismässig späten postembryonalen Stadium, und zwar in der Regel im Nymphenstadium, bei einigen *Prostigmata* vermutlich durch Zurückverschiebung (vgl. oben, S. 88) schon im Larvenstadium, bei den *Cryptostigmata* aber erst im Prosoponstadium, zur Entwicklung gelangen. Andererseits sind die Acaridentracheen auch nicht, wie ich dies vorher nachzuweisen versucht habe, mit den opisthosomalen Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden homolog. Sie stellen demnach Atmungsorgane sui generis dar.

Aller Wahrscheinlichkeit nach war die ursprüngliche Funktion der Hautdrüsen, die wir als Vorläufer der Milbentracheen supponierten, sezernierender Art. Der Funktionswechsel von der primären sekretorischen zu der sekundären respiratorischen Tätigkeit dürfte sich auch hier nach demselben Modus vollzogen haben, wie dies Palmén in seiner grundlegenden Arbeit „Zur Morphologie des Tracheensystems" (S. 140 ff.) in so plausibler Weise dargetan hat. Das Kausalmoment, welches bei den Acariden diesen Funktionswechsel hervorrief, war nicht etwa ein Übergang von einer aquatischen zu einer terrestrischen Lebensweise, sondern, wie schon vorher bemerkt, wahrscheinlich der Verlust der primären opisthosomalen Respirationsorgane und die davon bei den dicker chitinisierten Milbengruppen bedingte Bedürfnis, neue spezifische, aber jetzt aus den oben (S. 74—79) angeführten Gründen im Prosoma gelegene Respirationsorgane zu erwerben, Umstände, die unter den sämtlichen Arachnoiden im grossen ganzen für die Acariden allein Gültigkeit haben, was eben an und für sich zu Gunsten der hier vertretenen Auffassung zu sprechen scheint [2].

Aus dem oben (S. 60) angeführten Grunde habe ich bisher die *Notostigmata* noch nicht berücksichtigt. Sie unterscheiden sich durch die merkwürdige dorsale Lage

---

[1] Betreffs dieser späten Erwerbung der Tracheen der Acariden stehe ich mit der Auffassnng Wagner's (1895, S. 129 f.) im Widerspruch, obgleich ich sonst in der Hauptsache, d. h. inbezug auf die Ableitung dieser Respirationsorgane von Hautdrüsen, mit ihm einverstanden bin.

[2] Unter den echten Arachnoiden — ich sehe hier von den Pantopoden und Linguatuliden ab — finden sich sonst Formen ohne alle besonderen Respirationsorgane nur bei den *Palpigradi* (über die Atmungsorgane der *Cryptostemma* fehlen uns noch sichere Auskünfte; vgl. Börner 1902 a, S. 462; Karsch 1892). Die *Palpigradi* (Koenenien) sind nun sehr kleine und weichhäutige Tiere, welche — wie auch die weichhäutigen tracheenlosen Milben und die ebenfalls zumeist ziemlich dünn chitinisierten Larven der tracheenführenden Acariden — dnrch die diffuse Hautatmung recht gut anskommen können. Die bei einigen *Koenenia*-Arten vorkommenden paarigen Ventralsäckchen sind allerdings mitnnter mit den Lungen anderer Arachnoiden homologisiert worden (Wheeler 1900), eine Auffassung, die inzwischen schon von Hansen (1902, S. 208) angezweifelt und von Börner (1904, S. 106) als irrig nachgewiesen worden ist. Nach dem letztgenannten Autor stehen sie jedoch sekundär vielleicht in gewisser Beziehung zu der Respiration.

ihrer Stigmen[1] nicht nur von den echten Acariden, sondern auch von allen übrigen Arachnoidengruppen, stimmen aber mit diesen letzteren darin überein, dass ihre Stigmen im Opisthosoma, nicht wie bei den Acariden im Prosoma liegen. Der ausgesprochene Gegensatz in der Lage ihrer Stigmen — opisthosomale dorsale, prosomale ventrale — dürfte wohl von vorn herein jede strenge Homologie des Tracheensystems der *Notostigmata* und der echten Acariden ausschliessen. Und ein etwaiger Versuch, die Tracheen der *Notostigmata* mit den opisthosmalen Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden zu homologisieren, zwingt uns zu der Annahme, dass ihre Stigmen eine sehr erhebliche Verschiebung dorsad erfahren haben würden.

Aber damit ist die Sache noch keineswegs abgemacht. Ein Vergleich mit denjenigen Gruppen, die überhaupt hier in Betracht kommen können, nämlich denen der *Lipoctena* (Pocock 1893 a; Börner 1902 a, 1904), ergibt zunächst, dass — wenn wir vorläufig von den *Solifugae* absehen — die *Notostigmata* wenigstens zwei Stigmenpaare mehr als irgend welche der betreffenden Gruppen besitzen, von denen die meisten jedoch sonst viel ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben, dann, dass die segmentale Anordnung der Stigmenpaare bei den *Notostigmata* und der einzigen Lipoctenengruppe, welche ebenfalls vier Stigmenpaare aufweist, den *Solifugae*,[2] keineswegs übereinstimmt. Man könnte vielleicht, mit Festhalten an einer strengen Homologie der Tracheen (vgl. oben, S. 71 f.), als Notbehelf wieder zu der „Verlagerungshypothese" seine Zuflucht nehmen, aber es bleibt doch immerhin etwas odiös, dann gleichzeitig zu proklamieren: 1:o) dass die *Notostigmata* durch den Besitz von vier gesonderten opisthosomalen Stigmenpaaren primitivere Verhältnisse als irgend welche andere Gruppe der *Lipoctena* aufweisen; 2:o) dass die *Notostigmata* durch die ausgesprochen dorsale Lage ihrer Stigmen ein abgeleiteteres Verhalten als irgend welche Gruppe der *Lipoctena*, ja der Arachnoiden überhaupt, zeigen; 3:o) dass Stigmen, die in Beziehung zu ventralen opisthosomalen Extremitätenanlagen angelegt worden sind (wenn wir eben die Homologie mit den Pedipalpen, Araneen etc. aufrecht halten wollen) im Rücken liegen. Wir werden in der Tat jeden Versuch, die Tracheen der *Notostigmata* mit denen der echten Acariden einerseits oder mit den opisthosomalen Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden anderseits zu homologisieren, unbedingt aufgeben müssen. Wir haben hier noch einen weiteren und meines Erachtens unzweideutigen Beweis dafür, dass innerhalb derselben Arthropodenklasse, *Arachnoidea*, das Tracheensystem in verschiedenen Gruppen unabhängig entstanden ist. Mit Rücksicht hierauf sollte man sich um so eher davor hüten, die Tracheen sämtlicher tracheenführenden Arthropoda als Homologa zu betrachten.

Es liegt auf der Hand, aus demselben Grunde wie für die echten Acariden, die Tracheen auch der *Notostigmata* auf transformierte Hautdrüsen zurückzuführen. Die Neuerwerbung der dorsalen Tracheen der *Notostigmata* dürfte ebenfalls durch den Verlust

[1] Bernard's Bemerkung (1896, S. 373), dass „in all the tracheate Arthropods, stigmata are invariably associated with limbs" ist für die *Notostigmata* nicht stichhaltig.

[2] Das letzte, mediane, Stigma ist zwar unpaar, wird aber jedenfalls paarig angelegt (vgl. oben, S. 67)

der mutmasslichen primären ventralen Respirationsorgane bedingt sein. Auf welche Ursache diese Rückbildung zurückzuführen ist, lässt sich zur Zeit nicht sagen, zumal auch die embryonale Entwicklung der *Notostigmata* noch völlig unbekannt ist. Mit Rücksicht auf die starke Ausbildung und noch deutliche Segmentierung des Opisthosoma erscheint es indessen warscheinlich, dass dasjenige Kausalmoment, welches wir für die echten Acariden vorausgesetzt haben (vgl. S. 79), nicht in dem gleichen Masse für die *Notostigmata*, ebensowenig wie für die Koenenien, zutreffend gewesen ist. In den verschiedenen Arachnoidenabteilungen, auch wenn diese eine recht deutliche Gliederung des Opisthosoma aufweisen, hat sich eine augenfällige Neigung zum Einbüssen einiger der opisthosomalen Atmungsorgane geltend gemacht; so kommt bei den *Schizonotidae* und *Opiliones* nur noch ein Stigmenpaar vor, und der nächste Schritt kann zur Rückbildung auch des letzten Paares führen, ohne dass eine besonders starke Reduktion des Opisthosoma stattgefunden hat, wie dies eben die Koenenien zur Evidenz beweisen. Gerade der Umstand nun, dass bei den *Notostigmata*, im Gegensatz zu den echten Acariden, das Opisthosoma im Vergleich mit dem Prosoma noch eine ziemlich bedeutende Grösse besitzt, erklärt das Verhältnis, dass die neuerworbenen (dorsalen) Tracheen im Opisthosoma und nicht wie bei den echten Acariden im Prosoma entstanden sind.

Aus den oben dargelegten Auseinandersetzungen ergibt sich nun ungezwungen die Antwort auf die vorher (S 61) aufgeworfene Frage, ob die trachealen Verhältnisse der Acariden etwa als Argumente gegen die *Limulus*-Theorie ins Feld geführt werden können. Während einerseits das Festhalten an einer monophyletischen Abstammung aller sog. „Tracheaten“ und die Annahme eines homophyletischen Ursprungs sämtlicher Tracheengebilde vielfach zu Absurditäten führen, so lassen sich andererseits die nämlichen Verhältnisse mit der *Limulus*-Theorie recht gut in Einklang bringen, wenn wir nämlich — was wir meines Erachtens unbedingt tun müssen — auch die Homologie der Acaridentracheen mit den opisthosomalen Atmungsorganen der übrigen Arachnoiden aufgeben. In der Tat, gerade durch die *Limulus*-Theorie gewinnen die merkwürdigen Gegensätze hinsichtlich des Tracheensystems zwischen den Acariden und den übrigen Arachnoiden eine recht befriedigende Erklärung, zumal wir auch die mutmasslichen Kausalmomente selbst verstehen können, welche diese Gegensätze hervorgerufen haben. Weit entfernt, dass der *Limulus*-Theorie Schwierigkeiten aus der Tatsache erwachsen würden, „dass bei Solpugen [1] und Milben Stigmen am Cephalothorax vorkommen (bei manchen Milben in

[1] Auch das prosomale Stigmenpaar der Solifugen ist aller Wahrscheinlichkeit nach sekundär erworben (vgl. oben, S. 68).

der Gegend der Chelicere), wo sie der Limulustheorie zufolge nicht vorkommen dürften" (HERTWIG 1907, S. 458)[1], so wird also im Gegenteil diese Lage der Stigmen, insofern es sich um die Milben handelt, eben durch die *Limulus*-Theorie, im Verein mit der hier vertretenen Auffassung betreffs der Morphogenese der Acaridentracheen, erst recht verständlich.

6. Über das Zirkulationsorgan der Acariden.

Ein Herz ist unter den echten Acariden nur bei einigen Gamasiden und Ixodiden sowie bei *Holothyrus* angetroffen worden; man vergl. hierüber KRAMER (1876 b, S. 65), CLAUS (1885), WINKLER (1886; 1888, S. 338), NORDENSKIÖLD (1906), BONNET (1907) und THON (1906). Bei den sämtlichen übrigen wahren Milben[2], sogar bei den grössten Trombidiiden, fehlt dagegen, so viel man weiss, jede Spur eines spezifischen Zirkulationsorganes, und dies ist auch mit *Pediculopsis* der Fall. Bei diesen Milben dürfte, wie dies von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden ist, die Blutflüssigkeit durch die Kontraktionen der Bein- und Chelicerenmuskeln, sowie durch die peristaltischen Bewegungen der Verdauungsorgane in eine einigermassen konstante, aber unregelmässige und langsame Fortbewegung gebracht werden.

Das Vorkommen eines Herzens bei einigen Milben ist, wie dies CLAUS (l. c.) und WINKLER (1886) bemerken, von Interesse, indem hierdurch u. a. die auf zahlreiche andere Gesichtspunkte begründete „Auffassung der Milben als rückgebildete, der Organisation und Körpergrösse nach bedutend herabgesunkene Glieder der Arachnoideenclasse" (WINKLER 1886, S. 111) bestätigt wird. Es liegt hier, in der Tat, offenbar eine ausgesprochene Rückbildungserscheinung vor. Diese Rückbildung ist jedoch nicht an einer Verminderung der Körpergrösse an und für sich gebunden, denn sonst wäre das Fehlen eines Herzens bei den grossen Trombidiiden und das Vorhandensein eines solchen bei verhältnismässig kleinen Gamasiden schwer erklärlich, sondern sie ist Hand in Hand mit der allgemeinen, bei den Acariden überhaupt in so charakteristischer Weise sich geltend machenden starken Reduktion und Konzentration beinahe des ganzen Organismus gegangen.

Die Rückbildung bis zum völligen Verlust des Zirkulationsorganes bei den meisten Acariden dürfte speziell im Konnex mit der oben supponierten Rückbildung und dem schliesslichen Verlust der mutmasslich ursprünglich vorhandenen opisthosomalen Respirationsorgane der Acaridenahnen zu bringen sein. Die Respirations- und Zirkula-

---

[1] Die zweite von HERTWIG (l. c.) hervorgehobene Schwierigkeit, dass nämlich „die verästelten Tracheen der Arachnoideen und der übrigen Tracheaten den gleichen feineren Bau besitzen (Spiralfaden)", ist schon von anderen Autoren zur Genüge entkräftigt worden (vgl. oben, S. 62).

[2] Ob ein Herz bei den *Uropodidae* vorkommt, bei denen ein solches mit Rücksicht auf die unzweifelhaft nahe Verwandtschaft mit den Gamasiden zu erwarten wäre, konnte WINKLER wegen der starken Chitinisierung nicht ermitteln.

tionserscheinungen stehen ja mit einander in engster Beziehung, und die Reduktion des einen Organsystems kann sehr wohl von einer entsprechenden Rückbildung des anderen begleitet werden. Dass hierbei die Rückbildung der Respirationsorgane derjenigen des Zirkulationsorganes voraneilt, ist mit Rücksicht auf die supponierte Gebundenheit jener Organe an die opisthosomalen Extremitätenanlagen, welche in erster Linie eine Reduktion erfahren hatten, nicht zu verwundern.

Ich habe vorher die Auffassung zu begründen versucht, dass in der Ahnenreihe wenigstens einiger der jetzigen Acariden zu einer gewissen phylogenetischen Epoche Formen ohne jegliche spezifische Respirationsorgane auftraten, d. h. Formen, welche in Übereinstimmung z. B. mit den jetzigen Tyroglyphinen nach dem Verlust der ehemaligen opisthosomalen Respirationsorgane noch nicht neue prosomale Tracheen erworben hatten, während in anderen Gruppen die Neuerwerbung der prosomalen Tracheen vielleicht schon vor der völligen Rückbildung der opisthosomalen Respirationsorgane eingeleitet wurde (vgl. oben, S. 82, 88). Gemäss der soeben ausgesprochenen Annahme wurde dann, allerdings in letzter Instanz infolge der starken Reduktion und Konzentration des Opisthosoma, die Rückbildung, bezw. der gänzliche Verlust der ursprünglichen Respirationsorgane in den meisten Acaridengruppen von dem Einbüssen auch des Zirkulationsorganes begleitet. Hierdurch liesse sich das so weit verbreitete Fehlen eines Herzens bei den Acariden ungezwungen erklären. Ebensowenig wie der Verlust des Herzens in den verschiedenen Gruppen gleichzeitig stattgefunden haben musste, ebensowenig musste derselbe schon in sämtlichen Gruppen eingetreten sein. In der Tat ist, wie schon erwähnt, das Herz, wenn auch stark reduziert, doch wenigstens in drei untereinander verwandten Gruppen fortwährend bestehen geblieben. Dass dieses Organ aber auch hier z. T. im Verschwinden begriffen ist, scheint daraus hervorzugehen, dass dasselbe nach Winkler (1886, S. 113) nicht in sämtlichen Gamasidengattungen mehr vorhanden sein dürfte.

Als seiner Zeit die neuen prosomalen Tracheen erworben wurden, war in den meisten Gruppen vermutlich jede Beziehung zu einem Zirkulationsorgan, weil dieses schon eingebüsst worden oder doch im Verschwinden begriffen war, so gut wie ausgeschlossen; die Tracheen, bezw. ihre Stigmen, traten dann bei den echten Acariden an verschiedenen Körperstellen auf, jedoch stets in der Nähe irgend welcher Extremitäten, wo die Kontraktionen der Extremitätenmuskeln den Luftwechsel begünstigte, und zwar mehr oder weniger nahe bei den Cheliceren *(Prostigmata, Stomatostigmata, Heterostigmata)* oder in nächster Nachbarschaft der vier Gangbeinpaare *(Cryptostigmata)*. In denjenigen Gruppen *(Metastigmata, Mesostigmata, Holothyridae)*, bei denen das Herz noch persistiert, liegen dagegen die Stigmen im hinteren Teil des Prosoma, in ziemlicher Nähe des Herzens (vgl. vor allem Fig. 4 in Winkler's Arbeit 1886). Es fragt sich, ob dieser recht auffallende Umstand auf einem blossen Zufall beruht, oder ob nicht hier eine Beziehung der neuerworbenen Tracheen zu dem noch vorhandenen Zirkulationsorgan für diese Lage der Stigmen bestimmend war.[1]

[1] Betreffs der *Uropodidae* müssen wir jedoch noch nähere Auskünfte hinsichtlich des eventuellen Vorkommens eines Herzens abwarten. (Vgl. oben. S. 95 Fussnote 2).

Es mag schliesslich noch hervorgehoben werden, dass man noch Claus (l. c.) und Bernard (1892 a; 1896) für das Milbenherz eine Reduktion aus dem mehrkammerigen Araneidenherzen anzunehmen habe, wogegen nach Winkler (1886, S. 117) das Herz der Gamasiden und Ixodiden am ehesten mit demjenigen der Chernetiden sich vergleichen liesse.

7. Verdauungs- und Exkretionsorgane.

a. Das Verdauungsorgan von Pediculopsis graminum.

Das Verdauungsorgan von *Pediculopsis graminum* stimmt der Hauptsache nach mit demjenigen von *Pediculoides ventricosus* überein (vgl. Brucker 1900, S. 389 ff.) und zerfällt auch hier in drei Abschnitte: Pharynx, Oesophagus und Mitteldarm, von denen jedoch bei dem ♂-Prosopon die zwei erstgenannten rückgebildet worden sind. Sonst zeigen diese beiden Abschnitte in den verschiedenen postembryonalen Stadien je ein ähnliches Verhalten.

Der länglich-ovale, am Querschnitt eng halbmondförmige Pharynx führt zu dem sehr engen und langen Oesophagus, welcher, nachdem er das zentrale Nervensystem durchzogen hat, wie bei so vielen Milben sich fernrohrartig in den Mitteldarm hineinschiebt. Dieser letztere ist hinten geschlossen, stellt also einen Blindsack dar. Demgemäss findet sich kein Enddarm und auch keine Analöffnung.

Der recht umfangreiche Mitteldarm ist mit paarigen Lappen versehen, deren Anzahl, Gestalt und Ausdehnung in den verschiedenen Entwicklungsständen sowie in den beiden Geschlechtern wechseln.

Bei der Larve hat derselbe noch eine ziemlich wenig komplizierte Form. Betrachten wir zunächst die weibliche Larve (Figg. 25, 26). Hier gabelt sich der Mitteldarm *(Md)* in der Mitte des Körpers, etwa oberhalb der Einmündungsstelle des Oesophagus, in zwei längliche vordere Loben, welche, das Nervensystem seitlich umgebend, in unregelmässig wellenförmigem Verlauf sich etwa bis zum Zwischenraum zwischen dem 1. und 2. Gangbeinpaare ziehen, somit den gebogenen Vorderrand des Nervensystems ein wenig überragend. An der Grenze zwischen dem 1. und 2. hysterosomalen Segment zeigt der Darm eine merkliche Einkerbung. Hinten, am Ende des 2. hysterosomalen, d. h. des letzten prosomalen Segmentes, sendet er dann ventral zwei kleinere, längliche, wellenförmig gerandete, sich caudad allmählich verjüngende Loben aus, welche in der Mitte des 2. opisthosomalen Segmentes mit je einem kleinen, nach aussen gebogenen Lappen enden.

Bei der (♀) Nymphe und dem jungen weiblichen Prosopon (Figg. 43, 44) welche in obiger Hinsicht im wesentlichen mit einander übereinstimmen, hat der Mitteldarm eine merklich reichlichere Entfaltung erfahren, indem nicht nur die bei der

Larve vorkommenden Loben vergrössert, sondern auch mehrere neue, namentlich seitliche Lappen hinzugekommen sind. Anstatt nur eines Paares vorderer Loben finden sich jetzt deren zwei und zwar ein dorsales und ein ventrales Paar, die sich vorn bis dicht hinter dem Gnathosoma erstrecken. Zwischen dem Grunde dieser beiden Lobenpaare sowie an den Grenzstellen je zweier seitlicher Lappen, die einander zum Teil dachziegelartig überragen, ist die Wand des Mitteldarmes derartig ausgeschweift, dass, bei dorsaler Ansicht, rundlich-ovale, interlobale Zwischenräume als helle Flecke, die in vier regelmässig nach einander folgenden Paaren angeordnet sind, von dem infolge seines Inhaltes dunkel gefärbt erscheinenden Mitteldarm recht deutlich abstechen. Diese ausgesprochene, regelmässige Lappigkeit, deren Anordnung aus dem Fig. 43 ersichtlich wird, ist um so bemerkenswerter, als Brucker bei dem jungen Prosopon [1] des nahe verwandten *Pediculoides ventricosus* gar keine solchen erwähnt.

Bei der männlichen Larve (Fig. 27, 28) unterscheidet sich der Mitteldarm von demjenigen der weiblichen Larve vor allem durch die starke Verkürzung des hinteren Abschnittes — sein gestutzter Hinterrand erstreckt sich kaum über die Grenze zwischen dem Pro- und Opisthosoma hin — sowie ferner dadurch, dass er ventral der ganzen Länge nach in zwei gesonderte Hälften zerfällt.

Bei dem männlichen Prosopon (Figg. 49—51) hat das Verdauungsorgan eine merkliche Umgestaltung erlitten. Der Pharynx und der Oesophagus sind im Zusammenhang mit der völligen Rückbildung der Mundteile, wie schon erwähnt, eingebüsst worden. Aber auch der Mitteldarm zeigt eine recht abweichende Form. Seine schon bei der ♂-Larve bemerkbare hintere Verkürzung ist hier — offenbar in Korrelation zu der mächtigen Ausbildung des Geschlechtsorganes — noch weiter gediehen und sein dorsaler Hinterrand etwa bis zur Körpermitte nach vorn verschoben. Die beiden vorderen Loben sind scheinbar dorsal mit einander gänzlich verschmolzen und die jetzt unpaare Masse bis dicht hinter dem stark reduzierten, knopfförmigen Gnathosoma vorgerückt. Der Mitteldarm nimmt also die Dorsalfläche des vorderen grösseren Körperteiles fast gänzlich ein, gewissermassen als eine hinten in der Mitte ausgeschweifte Kappe die darunter liegenden Organe — vor allem den Hoden — oben und seitlich umhüllend; selbst wird er dorsal hinten in der Mitte von dem Exkretionsorgan z. T. bedeckt. Ventral zeigt der Mitteldarm die Gestalt eines Hufeisens, dessen beide Schenkel sich hinten bis zu dem Vorderrand der Coxae („Epimeren" der Autoren) des 4. Beinpaares erstrecken.

Diese auf den ersten Blick recht merkwürdige Umgestaltung des Mitteldarmes lässt sich ungezwungen dadurch erklären, dass der unpaare Hoden, welcher inzwischen immer grössere Mengen von Spermien produziert und schliesslich von den Geschlechtsprodukten so prall ausgefüllt worden ist, dass er den bei weitem grössten Teil des Körperraumes einnimmt, von hinten und unten her auf den direkt oberhalb desselben gelegenen mediandorsalen, postcerebralen Abschnitt des Mitteldarmes einen immer grösseren

[1] Bei *Ped. ventricosus* ist das Nymphenstadium unterdrückt.

Druck ausgeübt hat, welcher dann zum Verschieben dieses Abschnittes vorn bis über die Enden der (bei der Larve vorhandenen) vorderen Loben hin, also durch eine Art von Umstülpung, und ferner zum ventralen Umbiegen des Vorderrandes geführt hat. Nach der Rückbildung des Oesophagus stehen einer solchen Verschiebung eben keine mechanische Hindernisse im Wege, und auch die Ausschweifung des nach vorn verschobenen Hinterrandes sowie überhaupt die dorsal ganz unpaare und dicht an die Körperseiten gedrängte Gestalt des Darmes stehen mit dieser Erklärung sehr gut im Einklang.

Obgleich bei den ♂- und ♀-Larven noch ziemlich ähnlich gestaltet, erfährt das Verdauungsorgan, wie dies aus der obigen Darstellung erhellt, bei dem männlichen und dem jungen weiblichen Prosopon eine recht verschiedene, inbezug auf die Lobenentfaltung gewissermassen entgegengesetzte Ausbildung. Im Gegensatz zu dem kurzlebigen ♂-Prosopon, welches mehr keine Nahrung aufnimmt, gewährt dem erzeugenden Weibchen eine reichliche Lobenentfaltung, wodurch die verdauende Fläche vergrössert wird, offenbar grossen Nutzen.

Wenn sich das Weibchen mit Pflanzensäften vollsaugt, werden die Darmdivertikel zunächst von der Nährflüssigkeit erfüllt und dann teilweise fast zum Ausgleichen ausgespannt, wodurch der Mitteldarm eine mehr einfach sackartige Gestalt und zugleich ein vergrössertes Volumen erhält. Damit wird aber die Füllung des Mitteldarmes keineswegs abgeschlossen. Jenachdem dieser Vorgang fortschreitet, erfahren die einzelnen Zellenelemente der Darmwand eine starke Grössenzunahme, die zu einem entsprechend ansehnlichen Zuwachs des ganzen Mitteldarmes führt, ähnlich wie dies mit den hysterosomalen Teilen der Tracheen (vgl. oben, S. 52 ff.), sowie mit dem ganzen Hysterosoma überhaupt, der Fall ist. So kommt es, dass das enorm und zwar meistens wurstförmig aufgetriebene Hysterosoma von anfänglich etwa 175 μ (bei dem jungen, nicht trächtigen ♀-Prosopon) eine Länge bis zu 3,000 μ und sogar noch mehr, sowie eine damit proportionale Weite erreichen kann, wobei zunächst der bei weitem grösste Teil des Hysterosoma gerade von dem nun mit Nahrungsflüssigkeit prall ausgefüllten Mitteldarm eingenommen wird, dessen Epithelzellen sich bald durch eine sehr aktive physiologische Tätigkeit auszeichnen.

Etwa gleichzeitig beginnt die sehr reichliche Erzeugung von Oocyten, bezw. Eiern und Embryonen, deren Entwicklung bis zum Larven- oder Nymphenstadium, betreffs der männlichen Individuen sogar bis zum Erreichen des Prosoponstadiums, wie schon vorher erwähnt, im mütterlichen Uterus sich vollziehen kann. Zum Behuf der fortschreitenden Entwicklung der überaus zahlreichen Brut wird immer mehr Nährsubstanz verbraucht. Der Mitteldarm verliert hierdurch stetig an Volumen; dagegen nimmt das nunmehr von Oocyten, Eiern und Embryonen prall ausgefüllte Geschlechtsorgan einen immer grösseren Raum ein und verdrängt allmählich sowohl den Mitteldarm, als auch die übrigen im Hysterosoma gelegenen Organe, so dass dasselbe schliesslich seinerseits beinahe das ganze Hysterosoma erfüllt.

Die Wand des Mitteldarmes besteht aus einer äusseren strukturlosen Tunica propria und einer inneren einfachen Lage von Epithelzellen. Diese Zellen zeigen in den verschiedenen oben beschriebenen Phasen ein verschiedenes Verhalten. Nachdem der Mitteldarm von der Nährflüssigkeit erfüllt worden ist und die Zellen jene ansehnliche Grössenzunahme erfahren haben, besitzen sie eine etwas unregelmässig zylindrische oder länglich ovale, zumeist am Ende pseudopodienartig erweiterte Form und zeichnen sich durch einen ziemlich grossen, ovalen, chromatinreichen Kern aus.

Bald lassen sich hie und da verschieden grosse Zellenkomplexe unterscheiden, deren Zellen unter sich in innigere Beziehung treten und gewissermassen physiologisch zusammenwirken. Die gegenseitigen Grenzen dieser Zellen werden allmählich verwischt, und der ganze Zellenkomplex wird dann gegen das Darmlumen hin von einer gemeinsamen, zarten, strukturlosen Kuppe umgegeben, welche augenscheinlich aus den unter sich verschmolzenen oberflächlichen, d. h. an das Darmlumen grenzenden Membranteilen der betreffenden Zellen besteht. Nicht selten wird ein Zellenkomplex von den Nachbarkomplexen in das Lumen des Darmes verdrängt, so dass er öfters nur durch einen verhältnismässig schmalen Stiel mit der Tunica propria der Darmwand in Verbindung steht, und ragt dann als ein ballon- oder birnförmiges Gebilde in das Darmlumen hinein. Namentlich in diesen Fällen verschmelzen die einzelnen Zellen des betreffenden Komplexes vollständig mit einander und ihre Kerne liegen mehr oder weniger unregelmässig in der Plasmamasse zerstreut. Auf diese Weise kommt ein oft sehr ausgesprochenes epitheliales Syncytium zustande.

Soweit bisher bekannt, treten in der Regel bei den Milben in den Darmwänden keine syncytialen Gebilde auf. In den meisten bisher beschriebenen Fällen (vgl. u. a. Henking 1882, Nalepa 1884, Winkler 1888, Batelli 1891, Berlese 1896, Brucker 1900, Thor 1903, Nordenskiöld 1905, 1908) handelt es sich nur um einzelne Zellen, welche während ihrer aktiven Tätigkeit vergrössert werden, und oft distal kolbig anschwellen, bezw. breite pseudopodienartige Fortsätze aussenden (*Ixodes*, Nordenskiöld ll. citt.), ohne zur Bildung eines syncytialen Komplexes zusammenzutreten. Neuerdings hat indessen Bonnet (1907) bei einigen Ixodiden ein „Epithélium plasmodique“ in der Wand des Mitteldarmes beschrieben, welches sich in gewisser Hinsicht mit jenem bei *Pediculopsis* vorkommenden Syncytium vergleichen lässt, obwohl andererseits wesentliche Unterschiede sowohl in histologischer als auch in physiologischer Hinsicht vorkommen. Weil es meine Absicht ist, in einem besonderen Aufsatze die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Pediculopsis graminum* eingehender zu erörtern, werde ich jetzt auf diese Unterschiede und auf die betreffende Frage überhaupt hier nicht näher eingehen.

b. Das Exkretionsorgan von Pediculopsis graminum.

Das unpaare Exkretionsorgan hat bei sämtlichen postembryonalen Stadien in beiden Geschlechtern die Gestalt einer vollständig geschlossenen, also weder mit dem Ver-

dauungsorgan noch mit einer äusseren Öffnung in Verbindung stehenden, hie und da unregelmässige Ausbuchtungen zeigenden Röhre, welche in median-dorsaler Lage einen Teil des Mitteldarmes überragt Das genannte Organ zieht sich (mit Ausnahme bei dem ♂-Prosopon, bei welchem der Mitteldarm nicht vorn gegabelt ist) etwa von dem Vorderrande des unpaaren Mittelstückes des Mitteldarmes, d. h. ungefähr von dem Punkt, wo der Oesophagus in den Darm einmündet, mehr oder weniger weit bis zur Nähe des hinteren Körperendes. Während das Exkretionsorgan *(Excr.)* bei der ♀-Larve (Fig. 25) sich bis über den Hinterrand des Mitteldarmes hin erstreckt, so erreicht dasselbe diesen Darmteil nicht bei der Nymphe und dem jungen ♀-Prosopon (Fig. 43), bei denen das betreffende Organ zumeist hinten kolbig erweitert und öfters am Ende etwas dreiteilig erscheint. Bei der ♂-Larve (Fig. 28) dagegen streckt sich das Exkretionsorgan infolge jener Verkürzung des hinteren Teils des Mitteldarmes (vgl. oben, S. 98) weit über das Hinterende des Darmes hinüber und beim ♂-Prosopon (Figg. 49, 51) kommt das Exkretionsorgan wegen der nach vorn stattgefundenen Verschiebung des ganzen Mitteldarmes (vgl. S. 98 f.) zum grössten Teil ausserhalb des Bereiches des Darmes zu liegen. Übrigens zeigt das Exkretionsorgan eine je nach dem Grade der Erfüllung wechselnde Gestalt. Nach Brucker (1900) hat das genannte Organ bei dem Männchen von *Pediculoides ventricosus* eine von denjenigen des Weibchens abweichende, mehr abgeplattete und breite Form. Nur ganz ausnahmsweise habe ich bei Männchen von *Ped. graminum*, kurz vor deren Absterben eine annähernd ähnliche Gestalt wahrgenommen.

Bei dem angeschwollenen Weibchen erfährt auch das Exkretionsorgan durch den starken Zuwachs der einzelnen Zellen eine beträchtliche Vergrösserung, wird aber nun von dem gewaltig ausgedehnten Mitteldarm und dann von dem mit zahlreichen Embryonen gefüllten Uterus von seiner ursprünglichen Lage und zwar zumeist nach dem vordersten Teil des Hysterosoma verdrängt, wobei es nicht selten in mehrere Loben geteilt wird. Seine Wand besteht aus einer einfachen Epithellage und einer zarten Tunica propria. Auch hier kommt es zur Bildung eines Syncytiums. Die Exkretionsprodukte haben bei dem trächtigen Weibchen die Gestalt unregelmässig tafelförmiger Krystalle; früher, namentlich in der Embryonalperiode, ist aber das genannte Organ mit sehr kleinen kugelförmigen Concrementen gefüllt.

Bei *Pediculoides ventricosus* ist nach Brucker (1900, S. 391) das Exkretionsorgan „un rein d'accumulation, constamment fermé à toutes les époques de la vie". Wie soeben erwähnt, ist dasselbe auch bei *Pediculopsis graminum* in sämtlichen postembryonalen Stadien allseitig geschlossen. In einer verhältnismässig frühen embryonalen Periode dagegen, und zwar gleich nach der Reversion, zu welcher Zeit das ursprünglich angelegte letzte (6.) Extremitätenpaar rückgebildet worden ist (vgl. Figg. 19, 20), steht das ursprünglich als solider Zellhaufen angelegte, in dem soeben erwähnten Embryonalstadium aber schmal röhrenförmige Exkretionsorgan in Verbindung mit einer aboralen Öffnung. Diese als Exkretionsporus *(Excr. p.)* zu bezeichnende Öffnung, welche bei unserer Milbe nur ganz vorübergehend auftritt — sie verwächst schon in einem etwas späteren Embryonalstadium, wonach die definitive Geschlossenheit des Exkretionsorganes eintritt —

stellt die Einstülpung des Proctodaeums dar, ist also mit der Analöffnung anderer Milben homolog.

Diese Tatsache ist für die morphologische Beurteilung des Exkretionsorganes von grossem Wert. Ehe wir zur Diskussion dieser Frage übergehen, mag zunächst daran erinnert werden, dass einerseits bei *Pediculopsis* der Mitteldarm hinten geschlossen und demnach gar kein Enddarm vorhanden ist, andererseits dass das unpaare Exkretionsorgan annähernd die gleiche Lage einnimmt, wie der Enddarm bei denjenigen Milbengruppen (*Metastigmata, Mesostigmata, Parastigmata, Cryptostigmata, Tyroglyphinae* etc.), welche einen solchen besitzen.

c. Zur Morphogenese des Exkretionsorganes der Trombidiidae.

Dass *Pediculopsis graminum* inbezug auf die oben geschilderten Verhältnisse der Verdauungs- und Exkretionsorgane, und zwar vor allem duch die blinde Endigung des Mitteldarmes, die vollständige Geschlossenheit des Exkretionsorganes und das Fehlen des Enddarmes mit der Afteröffnung, ein recht abgeleitetes Verhalten aufweist, liegt auf der Hand. Für die richtige Beurteilung der Entstehung dieser abweichenden Verhältnisse und zwar namentlich der Morphogenese des Exkretionsorganes ist ein Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen anderer Milbengruppen vonnöten.

In betreffender Hinsicht stehen dem Verwandtschaftskreis der *Pediculopsis* am nächsten die *Prostigmata*. Die nämlichen Verhältnisse sind aber gerade für diese Milben von verschiedenen Autoren abweichend aufgefasst worden. So soll ein wahrer in die Analöffnung ausmündender Enddarm nach Pagenstecher (1860, S. 13) und Mac Leod (1884 a, S. 256—257) bei *Trombidium*, nach Claparède (1869, S. 459) bei *Atax*, nach Schaub (1888, S. 121—122) bei *Hydrodroma*, nach Karpelles (1894) bei *Bdella* und Piersig (1901, S. 5) in einigen Hydrachnidengattungen vorkommen. Während Claparède (l. c.) von einem „in den Mastdarm unmittelbar mündenden Excretionsorgan“ spricht, so sollen nach Schaub (l. c.) der angebliche Enddarm und das Exkretionsorgan je in besondere Öffnungen ausmünden. Die vermeintlich vordere, „präanale“, auch von Haller (1881 b, S. 48; 1882 b, S. 18) erwähnte „Öffnung“ ist aber, wie dies Nordenskiöld (1898, S. 25), Pollock (1898, S. 25—27) und Thor (1903, S. 57) zur Evidenz nachgewiesen haben, in der Tat gar keine Öffnung, sondern nur ein Teil einer soliden Chitinplatte, die zum Anheften von Muskeln dient. Henking (1882, S. 571, 627) spricht zwar auch von einem Enddarm, hat aber zwischen demselben und dem „Lebermagen“ eine Kommunikation, deren Vorhandensein von ihm übrigens nicht angezweifelt wird, vergeblich gesucht. Ein Zusammenhang zwischen Magen und After, bezw. die Existenz eines Enddarmes, wird dagegen nach sorgfältigen Untersuchungen mehrerer Autoren, wie Croneberg (1878 a; 1879), Lohmann (1888; 1901) Michael (1895; 1896 a; 1896 b), Nordenskiöld (1898; 1899), Pollock (1898), Thor (1903) und Banks (1904) für zahlreiche Repräsentanten verschiedener Familien der Prostigmata entschieden in

Abrede gestellt. Es kann in der Tat kein Zweifel mehr darüber obwalten, dass bei den betreffenden Milben der Mitteldarm hinten blind endigt, dass ein Enddarm fehlt, und dass das Exkretionsorgan, welches keine Kommunikation mit dem Mitteldarm hat, in die sogenannte Afteröffnung ausmündet.

Der hauptsächlichste Unterschied zwischen den genannten Gruppen und *Pediculopsis* besteht also darin, dass das Exkretionsorgan bei jenen zeitlebens, bei dieser Gattung dagegen nur temporär (embryonal) mit der sog. „Analöffnung" in Verbindung steht. Die Verhältnisse von *Pediculopsis* lassen sich also ungezwungen von denen der *Prostigmata* und zwar durch Obliterieren des hinteren Teiles des Exkretionsorganes und Verwachsung des Exkretionsporus ableiten, ein Vorgang, der tatsächlich in der ontogenetischen Entwicklung dieser Milbe stattfindet.

Es fragt sich nun aber, wie diese schon abgeleiteten Verhältnisse der *Prostigmata* zustande gekommen sind, und zwar drängt sich zunächst die Frage nach der Homologie des Exkretionsorganes auf. Dass dasselbe kein wahrer, als solcher noch funktionierender Enddarm ist, wurde soeben hervorgehoben. Es könnte aber dennoch mit Rücksicht auf die median-dorsale Lage des Exkretionsorganes — dieses täuscht in der Tat bei oberflächlicher Betrachtung öfters einen Enddarm vor, was eben vielmal zu einer irrigen Deutung geführt hat — und die Ausmündung desselben in eine Öffnung, welche offenbar der Afteröffnung anderer Milben entspricht, nahe liegen, das betreffende Organ als mit dem Enddarm der übrigen Acariden morphologisch gleichwertig zu betrachten. Eine solche Auffassung hat sich auch in der Tat geltend gemacht. So sagt Michael (1895, S. 187): „With regard to the homologies of the organ [Exkretionsorgan], if it were not for Schaub's species, I should say that it appeared to me that the anus-like opening was the true anus, and that the excretory organ which leads to it was the homologue of the hind-gut; although in consequence of the nature of the food, or for some other reason, the hind-gut had become severed from the mid-gut and had lost its function as a hind-gut, assuming that of the Malpighian vessels found in *Gamasidae*, etc." (vgl. auch Michael 1896 a, S. 25 und 1896 b, S. 491). Nachdem Schaub's Angaben betreffs *Hydrodroma* sich als durchaus irrig erwiesen haben (vgl. oben!), dürfte inzwischen jenes Bedenken Michael's von selbst wegfallen. Auch Pollock (1898) homologisiert das Exkretionsorgan mit dem Enddarm unter Annahme, dass seine Funktion gewechselt habe, und Thon (1905 b, S. 489) betrachtet dasselbe als „ein modifiziertes Proctodeum, welches sich mit dem Intestinum nicht verbunden und die Exkretion übernommen hat". Wenn auch diese Deutung gerade nicht unmöglich ist, so bin ich dennoch nicht geneigt, derselben unbedingt zuzustimmen, zumal die Homologie des Exkretionsorganes auch ohne die Annahme eines eigentlichen Funktionwechsels sich in recht befriedigender Weise beurteilen lässt.

Unsere volle Beachtung verdient nämlich eine anscheinend unansehnliche Tatsache, die von Michael und Pollock nicht genügend gewürdigt worden zu sein scheint, aber von Thor (1903, S. 134) mit Recht hervorgehoben worden ist. Obgleich das Exkretionsorgan, wie bei *Pediculopsis*, so auch bei mehreren *Prostigmata* als unpaar erscheint,

so hat dasselbe dennoch bei der weitaus grössten Anzahl der hierher gehörigen Milben, ja nach Thor sogar in der Regel, vorn eine gabelige Gestalt, bezw. erweist sich hier entschieden als doppel, was unzweideutig auf eine ursprünglich paarige Anordnung hindeutet. Wenn das Exkretionsorgan schlechthin einem hinsichtlich der Funktion modifizierten Enddarm entsprechen würde, so liesse sich diese doppelte Gestalt des vorderen Teiles des betreffenden Organes kaum befriedigend erklären. Eben diese Gestalt gibt uns aber, meiner Ansicht nach, den Schlüssel zu der richtigen Beurteilung der Homologie des Exkretionsorganes der *Prostigmata* und *Heterostigmata (Pediculoidinae, Tarsoneminae).*

In einigen Milbengruppen *(Ixodidae, Gamasidae [Parasitidae], Uropodidae, Tyroglyphinae)* treten bekanntlich besondere Exkretionsorgane in Form von einem Paar vorn blind endender Schläuche („Harncanäle“) auf, welche in die Einschnürung zwischen Colon und Rectum (bei *Tyroglyphus* nach Berlese 1896, S. 145 „nella costrizione che separa il tenue dal colon“) oder in eine besondere sackförmige Erweiterung (Sammelblase, Winkler 1888), bezw. in eine Kloake einmünden. Das Vorkommen ähnlicher Gebilde nicht nur in ganz verschiedenen Milbengruppen, sondern auch in anderen Arachnoidenabteilungen, deutet darauf hin, dass der Besitz solcher Exkretionsschläuche eine allgemeine Eigenschaft der Acaridenvorfahren war, sowie dass ihr Fehlen in gewissen Milbengruppen (z. B. *Oribatidae*)[1] auf sekundäre Rückbildung zurückzuführen ist. Diese allgemein als Malpighi'sche Gefässe[2] bezeichneten Schläuche haben in anderen Milbengruppen den gleichen histologischen Bau und dieselbe Funktion und enthalten ganz ähnliche Exkretprodukte wie das Exkretionsorgan der *Prostigmata*. Zumeist, so bei den *Gamasidae* und *Uropodidae*, nehmen sie,

---

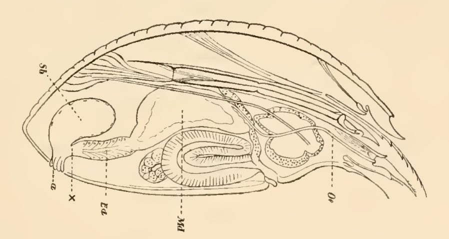
[1] Aus Gründen, die schon vorher dargelegt worden sind (vgl. oben, S. 80 f.), stammt diese Milbengruppe mutmasslich von Tyroglyphinen-artigen Vorfahren her. Es ist nun sehr bemerkenswert, dass die Exkretionsschläuche gerade bei den Tyroglyphen verhältnismässig sehr klein und offenbar schon in Rückbildung begriffen sind (vgl. Berlese 1896, Textfig. 36 auf S. 190). Es steht also mit den Tatsachen sehr gut im Einklang, wenn wir annehmen, dass diese Rückbildungsscheinung bei den phylogenetisch jüngeren *Oribatidae*, welche sonst in ihren ganzen Organisationsverhältnissen so viele Übereinstimmungen mit den Tyroglyphen aufweisen, zu völligem Verlust der Exkretionskanäle geführt hat.

[2] Von einigen Autoren, wie Nalepa (1884, S. 204) und Winkler (1888, S. 342) werden diese sog. Malpighi'schen Gefässe als mit den Malpighi'schen Gefässen der Insekten (und Myriopoden) homolog betrachtet. Im Gegensatz hierzu wird diese angebliche Homologie von Wagner (1895) entschieden in Abrede gestellt und auch von Michael (1896 a, S. 24) angezweifelt. Wagner hebt hervor, dass die betreffenden Exkretionsschläuche der Acariden mit den ähnlichen Gebilden anderer Arachnoiden homolog sind, sowie dass „nach der Entwickelung der Malpighi'schen Gefässe beim Skorpion, bei Ixodes und Agalena, nach ihrer Beziehung zum Darmkanal beim erwachsenen Skorpion und bei einigen Spinnen und endlich nach ihrem Bau bei erwachsenen Spinnen zu urteilen, sich die sogenannten Malpighi'schen Gefässe bei allen Arachniden aus dem Endoderm entwickeln“ (l. c., p. 134; vgl. hierzu auch Loman 1886/87). Nachdem Wagner auch die angeblich funktionelle Ähnlichkeit der genannten Gebilde bei den Insekten (und Myriapoden) einerseits und den Arachnoiden anderseits kritisiert hat, kommt er zu dem Schlusse: „die Malpighi'schen Gefässe der Arachniden sind den Malpighi'schen Gefässen der übrigen Tracheaten nicht homolog“ und fügt noch hinzu: „Wenn dieser Schluss durch weitere Untersuchungen bestätigt werden sollte, so wäre das ein bedeutendes und positives Argument für die Trennung der Arachniden von den Antennaten“ (S. 137). In ähnlicher Richtung haben sich vorher auch Fernald (1890, S. 491) und Kingsley (1894, S. 24) ausgesprochen. Diese Aussprüche stehen recht gut im Einklang mit der oben, bei der Besprechung der Tracheen, dargelegten Auffassung betreffs der Stellung der Acariden (wie der Arachnoiden überhaupt) zu den Ateloceraten.

in ihrem Verlauf von der Einmündungsstelle am Darme nach vorn, im Verhältnis zu dem Verdauungsorgan eine hauptsächlich dorsale Lage ein. Alle diese Umstände machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass das median-dorsale Exkretionsorgan der *Prostigmata*, wie dies Brucker (1900, S. 400) und Thor (1903, S. 134) vermuten, wenigstens zum Teil durch Verschmelzung einst vorhandener paariger Exkretionsschläuche entstanden ist. Bei den zahlreichen Arten mit vorn doppeltem, bezw. Y-förmigem Exkretionsorgan, ist diese Verschmelzung noch nicht vollständig, bei denjenigen Arten dagegen, welche wie *Pediculopsis* ein ganz unpaares Exkretionsorgan besitzen, bis auf die vorderen Enden der Schläuche fortgeschritten.

Hierdurch findet aber noch nicht der Verlust des Enddarmes, bezw. die blinde Endigung des Mitteldarmes, sowie die direkte Kommunikation des Exkretionsorganes der Prostigmata mit der aboralen Öffnung ihre Erklärung. Durch einen Vergleich mit den entsprechenden Organen der *Gamasidae (Parasitidae)* und *Uropodidae* wird aber die Art der Entstehung dieser Verhältnisse leicht verständlich.

Bei diesen Gruppen setzt sich der geräumige und mit mehreren Divertikeln versehene Mitteldarm (Textfig. 4, *Md*) in einen verhältnismässig engen und kurzen, röhrenförmigen Enddarm *(Ed)* fort. Der hintere Teil dieses Enddarmes wird dorsal von einer blasenförmigen Erweiterung *(Sb)* überlagert, die öfters als ein Blindsack des Enddarmes angesehen worden ist und von dessen Vorderteil aus die zwei langen (in der Fig. nicht sichtbaren), nach vorn sich ziehenden Exkretionsschläuche entspringen. Diese sackförmige Erweiterung, von Winkler (1888) Sammelblase genannt, zeigt nach diesem Verfasser „ganz dieselbe histologische Zusammensetzung wie die Excretionsschläuche" (S. 342). „Der



Textfig. 4. Sagittalschnitt durch eine *Uropoda*-Art. *a.* Anus; *Ed.* Enddarm; *Md.* Mitteldarm; *Oe.* Oesophagus; *Sb.* Sammelblase. Nach Winkler (1888).

Drüsenbelag", setzt er fort, „die oft enorme Ausdehnung, besonders bei alten Thieren, die eigenthümlichen Contractionen und Zuckungen, die Lage in der Gegend der lebhaftesten Blutströmung in unmittelbarer Nähe des Herzens, sowie der massenhafte Inhalt von Harnconcrementen und der eigenthümlichen Excretionsflüssigkeit lassen es nicht bezweifeln, dass wir es hier noch mit einem Theil der Excretionsorgane zu thun

haben“ (S. 342—343). In den hinteren ventralen Teil dieser Sammelblase mündet nun auch der Enddarm ein. Es liegt hier also, wie dies schon LEYDIG (1855, S. 466) richtig erkannte, eine Art von Kloake vor. Auch bei *Argas* (PAGENSTECHER 1861 c) und *Ixodes* münden Exkretionsorgan und Darm in eine Kloake aus, deren Wand nach NORDENSKIÖLD (1905, S. 484) „ein secernierendes Epithel“ hat „dessen Bau sowohl an dasjenige des Magens wie an das des Exkretionsorgans erinnert“.

Denken wir uns nun den Enddarm etwa einer *Gamasus (Parasitus)*- oder *Uropoda*-Art an seiner Einmündungsstelle (Textfig. 4, bei ×) in die Sammelblase zunächst obliteriert — innerhalb der mit den Gamasiden verwandten Gruppe der *Ixodoidea* lässt sich tatsächlich eine allmähliche Rückbildung gerade dieses Darmabschnittes bis auf einen soliden Zellhaufen beobachten (vgl. weiter unten in dem letzten Abschnitte dieser Arbeit) — und allmählich weiter bis auf völliges Verschwinden rückgebildet worden, so entstehen, wenn gleichzeitig jene mehr oder weniger weit gegangene Verschmelzung der beiden Exkretionsschläuche, bezw. eine Verlängerung der unpaaren Sammelblase, stattgefunden hat, eben die für die *Prostigmata* charakteristischen Verhältnisse. Weil sowohl die ursprünglich paarigen Exkretionsschläuche als auch die unpaare Sammelblase von Haus aus eine exkretorische Funktion besitzen, brauchen wir nicht, wie dies die oben erwähnte Deutung MICHAEL's und POLLOCK's fordert, einen Funktionswechsel annehmen. Die Öffnung, in welche nunmehr das Exkretionsorgan allein durch die kurze ehemalige Kloake ausmündet, stellt also — was in der Tat die oben dargelegten Befunde an dem *Pediculopsis*-Embryo zur Evidenz bestätigen — die ursprüngliche, wahre Afteröffnung dar, welche infolge der Rückbildung des Enddarmes und der dadurch entstandenen Unterbrechung der Verbindung mit dem Verdauungsorgan, wohl richtiger als Exkretionsporus zu bezeichnen ist, wie dies schon mehrere Autoren getan haben. Ich muss also entschieden BRUCKER's Auffassung betreffs der Homologie des Exkretionsorganes der *Prostigmata* beitreten. „Il est plus naturel“ sagt er, gegen POLLOCK, „d'admettre que le tube de Malpighi unique des Trombidiides et Hydrachnides est homologue des deux tubes de Malpighi des Gamasides, Ixodides et Sarcoptides; il y a simplement fusion de ces organes pairs en un organe impair, comme pour les organes génitaux d'un grand nombre d'Acariens, et régression de l'intestin terminal réduit à sa vésicule rectale où débouche le tube de Malpighi. Le pore excréteur est donc l'ancien anus“ (1900, S. 400).

Die ehemalige Verbindung zwischen dem unpaaren dorsalen Exkretionsorgan und dem Verdauungsorgan bei den Prostigmata ist demnach nicht, wie dies bisher zumeist angenommen worden ist und wo man dieselbe fast stets gesucht hat, am Vorderende jenes Organes, wo dasselbe in der Regel über dem Mitteldarm liegt, sondern vielmehr ventral, kurz vor dem Ekretionsporus, wo einst der Enddarm in die damalige Kloake ausmündete, zu suchen.

Die Frage, welche Ursache zur Rückbildung des Enddarmes und zum hinteren Verschluss des Mitteldarmes geführt hat, kann zur Zeit nicht endgültig beantwortet werden. MICHAEL (1895; 1896 a; 1896 b) und NORDENSKIÖLD (1898; 1899) haben darauf aufmerksam gemacht, dass die betreffenden Tiere nur flüssige Nahrung aufnehmen

und auf analoge Verhältnisse unter den Insekten (Larven von Bienen, Ameisen, *Myrmeleon* etc.) hingewiesen. „Die Möglichkeit des totalen Verschwindens der Verbindung zwischen Magen und Rectum“, sagt der letztgenannte Autor, „hängt natürlich von einer besonderen, mehr und mehr zunehmenden Einseitigkeit in der Lebensweise der Tiere ab, hier wohl am meisten von der Gewohnheit nur fliessende Nahrung aufzunehmen“ (1898, S. 26). Andererseits ernähren sich ja, wie dies auch MICHAEL für die *Gamasidae (Parasitidae)* bemerkt, unter den Acariden viele Arten — ich erinnere zunächst an die *Eriophyidae* — in ebenso einseitiger Weise nur von flüssigen Säften, und besitzen dennoch einen entwickelten, funktionierenden Enddarm.[1] Die wahre Ursache, die wirkliche causa efficiens der fraglichen Rückbildung, ist also in der Tat, wie dies auch die genannten Autoren zugeben, noch ganz unerklärt, ebenso wie es uns noch rätselhaft bleibt, weshalb bei *Pediculopsis* und Verwandten dazu noch der hintere Teil des Exkretionsorganes nebst dem Exkretionsporus (der ehemaligen Afteröffnung) obliteriert worden ist. Vielleicht wird jedoch diese letztere Erscheinung von der ausserordentlich starken Reduktion und Konzentration gerade der letzten opisthosomalen Segmente (vgl. oben, S. 34—35) bedingt.

Wenden wir uns wieder der *Pediculopsis graminum* zu, so lässt sich die oben gegebene Darstellung betreffs der Morphogenese des Exkretionsorganes kurz folgendermassen zusammenfassen: Von einem Zustand der Verdauungs- und Exkretionsorgane, der etwa demjenigen der *Gamasidae* und *Uropodidae* entsprach, trat durch Atrophieren des Enddarmes und zwar mutmasslich zunächst an der Stelle, wo derselbe in die Kloake ausmündete[2], und dann durch immer weiter fortschreitende Rückbildung desselben, einerseits ein Verlust dieses Teiles des Verdauungskanals und damit eine hinten blinde Endigung des Mitteldarmes, andererseits eine völlige Trennung der Sammelblase samt den von ihr nach vorn entspringenden Exkretionsschläuchen von dem ganzen Verdauungssystem und eine alleinige Ausmündung dieser exkretorischen Teile durch die ehemalige Kloake in die ursprüngliche Afteröffnung ein. Durch eine basale Annäherung der beiden mässig stark entwickelten, ursprünglich getrennt in die Sammelblase ausmündenden Exkretionsschläuche wurde eine Verschmelzung dieser Schläuche eingeleitet, wodurch später, vielleicht in Zusammenhang mit einer Streckung der unpaaren Sammelblase, das jetzt noch allgemein unter den *Prostigmata* vorhandene, vorn Y-förmig gegabelte Exkretionsorgan entstand. Eine noch weiter gehende Verschmelzung jener Schläuche bis auf ihre vorderen Enden führte zu der völlig unpaaren Gestalt des Exkretionsorganes bei mehreren *Prostigmata* und bei *Pediculopsis* und Verwandten. Endlich kam durch Atrophieren des hinteren Teiles dieses Exkretionsorganes und Verschwinden des Exkretionsporus, d. h. der ehemaligen Afteröffnung, die allseitig geschlossene Form des Exkretionsorganes bei *Pediculopsis graminum, Pediculoides ventricosus* etc. zustande. Während aber bei jener Art das Exkretionsorgan noch temporär, embryonal, mit dem Exkretions-

[1] Den *Eriophyidae* fehlen dagegen die Exkretionsschläuche.
[2] Vgl. das Verhalten bei gewissen *Ixodoidea* (oben, S. 106).

porus in Verbindung steht, scheint bei dieser Art nach Brucker eine Verbindung auch nicht vorübergehend aufzutreten; die letztgenannte Art bildet also in dieser Hinsicht den Endpunkt des jetzt geschilderten Entwicklungsganges.

8. Nervensystem und Sinnesorgane von Pediculopsis graminum.

Das Nervensystem, welches während der Embryonalperiode im Prosoma noch eine Zusammensetzung aus paarigen Ganglien erkennen lässt, im Opisthosoma dagegen keine markante metamere Anordnung zeigt, weshalb dasselbe auch keine genügenden Anhaltspunkte für die Beurteilung der ursprünglichen Segmentanzahl des Körpers gibt, hat im Larvenstadium (Fig. 25—28 *N*) schon eine merkbare Konzentration erfahren, besitzt aber noch einen im Verhältnis zu der Körpergrösse ziemlich beträchtlichen Umfang. Im Nymphenstadium ist diese Konzentration schon merklich weiter gegangen; das weibliche Prosopon unterscheidet sich hierin nur wenig von der Nymphe. Das Gehirnganglion ist bei ihnen (Figg. 41, 43 *N*) mit der Bauchganglienmasse innig verschmolzen und wird nur in der Mitte durch den engen, durchtretenden Oesophagus von dieser geschieden. Äusserlich werden die Grenzen zwischen den beiden Ganglienmassen vorn und seitlich durch eine schwache Furche, hinten durch eine stärkere Einkerbung gekennzeichnet. Das Gehirnganglion überragt vorn die Bauchganglienmasse nur sehr wenig und erstreckt sich hier etwa bis zur Grenze zwischen dem Proterosoma und Hysterosoma, während sein Hinterrand beinahe das Vorderende des Exkretionsorganes erreicht; die Bauchganglienmasse erstreckt sich dagegen nach hinten etwas weiter als das Gehirnganglion und zwar bis zu dem Zwischenraum zwischen dem 3. und 4. Gangbeinpaare. Bei dem männlichen Prosopon hat das Nervensystem, gemäss der kürzeren Körperform des Tieres eine noch gedrungenere Gestalt als beim Weibchen.

Bei dem angeschwollenen, trächtigen Weibchen erfährt das Nervensystem, bezw. seine Elemente, keine bemerkenswerte Vergrösserung; es wird nicht selten von dem Mitteldarm, und dann von dem Geschlechtsorgan etwas nach der einen Seite verdrängt.

An Schnitten lässt sich eine mässig dicke periphere, aus runden, sich tief färbenden Ganglienzellen bestehende Rindenschicht erkennen, die von der blassen Marksubstanz sehr deutlich absticht. An Horizontalschnitten wird durch die etwas gelappte Konfiguration der Marksubstanz namentlich bei Larven und Nymphen noch eine Andeutung der Verschmelzung der Bauchganglienmasse aus paarigen Ganglien bemerkbar.

Betreffs der Anzahl und des Verlaufes der aus dem zentralen Nervensystem hervortretenden Nervenstämme konnte ich wegen der ausserordentlichen Kleinheit des Tieres nichts Sicheres ermitteln.

Wie schon in dem Abschnitt über die Ökologie unserer Milbe erwähnt, wird in Übereinstimmung mit vielen Acariden und mehreren anderen Arachnoiden das 1. Gangbeinpaar in der Regel nicht zum Laufen, sondern, in der Luft hervorgestreckt gehalten, zum Tasten benutzt. Dass die namentlich bei den Prosopa und der Nymphe zahlreich vorhandenen und sehr gut entwickelten Borsten dieses Beinpaares, wie auch die stärkeren Borsten der übrigen Beinpaare und des Körperstammes, die sämtlich beweglich eingelenkt sind, als Tastborsten fungieren, steht ausser jedem Zweifel. Von den Borsten des Körperstammes ist wiederum das sehr lange und bewegliche, dorsal hinter der Mitte des Proterosoma eingefügte Borstenpaar, wie schon früher hervorgehoben (S. 24) als ein ausgezeichnetes Tastorgan zu betrachten. Die auf Tibia und Tarsus des 1.—3. Gangbeinpaares befindlichen kurzen und stumpfen Chitinzapfen dürften dagegen kaum als Tastwerkzeuge, sondern eher als Vermittler von Sinnesempfindungen irgend welcher anderen Art dienen.

Zu den Sinnesorganen sind auch jene nur den weiblichen Nymphen und Prosopa zukommenden „schwingkölbchenähnlichen" Organe (vgl. oben, S. 25), die sogenannten Pseudostigmalorgane (Figg. 41—44, 52, *Ps. st.*) zu rechnen. Solche Gebilde treten im weiblichen Geschlecht bei sämtlichen Gattungen der *Heterostigmata* auf und erinnern sehr an die bekannten Pseudostigmalorgane der *Cryptostigmata;* in der letztgenannten Gruppe kommen diese Organe jedoch nicht nur in beiden Geschlechtern, sondern auch in sämtlichen postembryonalen Entwicklungsständen vor. Ähnliche Gebilde finden sich ferner auch bei mehreren Trombidiiden; man vergl. hierüber z. B. Henking (1882), Trouessart (1894 c), Parona (1895), Oudemans (1902 b; 1903 b), Thor (1903), Trägårdh (1904) u. A. Sie sind hier im allgemeinen als Sinnesorgane gedeutet worden.

Bei den *Cryptostigmata (Oribatidae)* sind die Orifizien der Chitingruben, aus deren Grunde die genannten, haarähnlichen oder kolbenförmigen Organe hervorgehen, öfters, so von Nicolet (1854), Claparède (1869), Kramer (1876 b; 1877 b), Canestrini (1885), Berlese (1885), Banks (1894), Mégnin (1895) und vielleicht neuerdings auch von Börner (1902 a) und Thon (1905 a)[1] als Tracheenöffnungen, bezw. als wahre Stigmen, angesehen worden. Michael hat indessen (1883; 1884 a; 1888 a) zur Evidenz nachgewiesen, dass die genannten Gruben, von ihm Pseudostigmata genannt, mit dem Tracheensystem gar nichts zu tun haben und die Vermutung ausgesprochen, dass sie nebst den aus ihnen hervorwachsenden Haargebilden. den sogenannten Pseudostigmalorganen, wahrscheinlich Sinnesorgane darstellen: „it seems most natural to suppose hearing or smell (I incline to the former) to be resident in these organs; — — — but until nerve branches can be traced to them it must remain more or less doubtful whe-

[1] Weil die beiden zuletzt genannten Autoren ausdrücklich nur von einem einzigen Stigmenpaar bei den tracheenführenden Acariden (mit Ausnahme der *Notostigmata)* sprechen, scheint daraus hervorzugehen, dass die wirklichen, zu vier Paaren vorhandenen Stigmen der Oribatiden ihnen unbekannt waren und dass sie die Pseudostigmata dieser Milben noch als wahre Stigmen betrachten.

ther they be sense organs“ (1884 a, S. 190). Später ist von Brucker (1900, S. 389) bei *Damaeus nitens* nachgewiesen worden, dass die betreffenden Organe tatsächlich mit einem von dem Infraoesophagealganglienmasse entspringenden Nerv in Verbindung stehen; nach ihm handelt es sich hier mutmasslich um „organes d'équilibre“.

Was nun die *Heterostigmata* (*Tarsoneminae* und *Pediculoidinae*) betrifft, so sind die kolbenförmigen Gebilde bei den *Tarsonemus*-Weibchen von Kramer (1876 a, S. 34; 1876 c, S. 202) ebenfalls als Sinnesorgane und zwar am ehesten als „Tastkolben“ gedeutet worden, „wenn sie auch nach unten gerichtet sind, und die seitliche Stellung hinter dem ersten Fusspaar, sowie ihre durch den überragenden Seitenrand der Rückenplatte gedeckte Lage eine ausgiebige Benutzung zum Herumtasten nicht gerade befördern mag“ (1876 c, S. 202)[1]. Nach Karpelles (1886, S. 50) hat für den von ihm beschriebenen *Tarsonemus intectus* — welcher inzwischen, wie dies Moniez (1896, S. 466 ff.) und ich (1900 a, S. 41 Fussnote 3) hervorgehoben haben, eine *Pediculoides*-Art darstellt — diese Deutung Kramer's „ausser der Beweglichkeit[2] des Kölbchens nichts für sich“. Auch Canestrini (1888, S. 313) sieht in den fraglichen kolbenförmigen Gebilden bei *Pediculoides fimicolus* (Can.) ein Sinnesorgan und Brucker (l. c.) hat bei *Ped. ventricosus* „retrouvé l'amas nerveux au fond de la coupe d'où part la massue, mais sans pouvoir suivre le nerf“. Nach dem letztgenannten Autor sind die betreffenden Organe, welche von ihm als mit den Pseudostigmalorganen der Oribatiden identisch angesehen werden, „seulement des poils thoraciques dorsaux ayant subi une adoptation spéciale“, was ohne Zweifel zutreffend ist[3].

An Schnitten von *Pediculopsis graminum* habe ich die Beobachtung Brucker's bestätigen können, es ist aber auch mir nicht gelungen, den herantretenden Nerv bis auf seinen Ursprung von der zentralen Ganglienmasse hin zu verfolgen. Jedenfalls kann indessen über den Charakter des genannten Organes als Sinnesorgan kein Zweifel obwalten. Nach Brucker (l. c., p. 388) enthalten die kolbenförmigen Gebilde entweder

---

[1] Merkwürdigerweise ist er in einer späteren Arbeit (1877 c, S. 257) geneigt, die Pseudostigmalorgane bei der verwandten *Pygmephorus spinosus* als Tracheenöffnungen zu deuten.

[2] Die Angabe Geber's (1877; 1879), dass das „Schwingkölbchen von der Milbe willkürlich eingezogen und hervorgeschnellt werden kann“ (zitiert nach Karpelles, l. c., p. 50) erscheint mir sehr zweifelhaft. Niemals habe ich bei den lebenden Individuen von *Ped. graminum*, die ich zu Hunderten unter dem Mikroskop beobachtet habe, etwas Ähnliches gesehen; auch finden sich in der Litteratur meines Wissens keine anderen derartigen Angaben, denn Brucker's Mitteilung „met-on les animaux dans l'alcool, très souvent une moitié de la massue s'invagine dans l'autre, et l'organe prend la forme d'une cuiller“ (l. c., p. 388) ist ja nicht mit der von Geber erwähnten Erscheinung gleichzusetzen.

[3] Nur der Kuriosität halber mag hier erwähnt werden, dass Amerling (1861, S. 24—25) infolge irrtümlicher Vorstellung betreffs des trächtigen Weibchens einer *Pediculoides*-Art, wobei er das Proterosoma desselben für eine eben aus einem „Eiersäckchen“ (= dem stark angeschwollenen Hysterosoma des Weibchens) auskriechende Larve nahm, zu der Auffassung kam, dass diese angebliche Larve „bei ihrer Nascenz schon statt des 2. Vorderfusspaares ein den Schwingkolben bei Fliegen ähnliches Gebilde zeigte“. Das wirkliche 2. Gangbeinpaar wurde von ihm für das 3. der angeblichen Larve gehalten, und die beiden hysterosomalen Beinpaare übersehen, oder doch nicht als solche erkannt. Die irrtümliche Deutung Amerling's wurde zuerst von Moniez (1895) berichtigt und auch von mir an anderer Stelle (1900 a, S. 42—43) eingehender besprochen.

Gas oder eine homogene Flüssigkeit. Nach den von mir angestellten Beobachtungen zu urteilen, ist die letztere Alternative richtig. Ich habe nämlich bei Untersuchung der genannten Gebilde an Schnitten vielfach konstatieren können, dass sie durch Färbung mit Erythrosin eine sehr lebhaft rote Farbe [1] annehmen. Dass es nicht die äusserst zarte Chitinwand der fraglichen Gebilde war, welche sich gefärbt hatte, geht schon daraus hervor, dass an denselben Präparaten die übrigen Chitinteile ungefärbt blieben, und ein etwa eingeschlossenes Gas würde sich ja auch kaum färben lassen. Auch bei Untersuchung mit Immersion liessen sich in den Kolben keine geformten Elemente wahrnehmen; wir müssen wohl dann am ehesten annehmen, dass dieselben von einer homogenen Flüssigkeit gefüllt sind.

Von den oben erwähnten Suppositionen betreffs der Art der von den genannten Organen vermittelten Sinnesempfindung scheint mir die Kramer'sche keinen genügenden Grund zu haben, denn diese Organe sind, wie es Kramer selbst gesteht und auch Karpelles hervorhebt, wegen ihrer Lage zum Tasten sehr ungeeignet, und zudem besitzen ja die Tiere in ihren zahlreichen langen, weit abstehenden Borsten ganz ausgezeichnete Tastwerkzeuge. Ob es sich, wie dies Michael für die Oribatiden annimmt, um Gehör- oder Geruchsorgane oder nach Brucker um „organes d'équilibre" handelt, ist schwieriger zu beurteilen. Ich sehe jedoch nicht ein, weshalb gerade diese Tiere eines besonderen Balancierorganes bedürften. Wahrscheinlicher scheint mir dann die Annahme Michael's; man könnte sogar versucht werden, in dem mit Flüssigkeit gefüllten, kolbenähnlichen Haargebilde, das mit einem dünnen Stiel im Grunde einer grübchenartigen Pore beweglich eingelenkt ist, gewissermassen einen schalleitenden Apparat zu erblicken. Andererseits dürfte ein ausgeprägtes Gehörorgan diesen Milben wenig nützlich sein. Viel grösseren Nutzen würde ihnen dagegen ein Geruchsorgan oder doch ein damit verwandtes Organ gewähren, das die Aufspürung der richtigen Nahrungspflanze, bezw. des Wirttieres ermöglichte. Die Tatsache, dass nur weibliche Individuen (Nymphen, Prosopa) die fraglichen Organe besitzen, liesse sich vielleicht dadurch erklären, dass gerade die Weibchen, denen die Erhaltung der Art obliegt und die auch eine bedeutend längere Lebensdauer, als die verhältnismässig kurzlebigen Männchen haben, in viel höherem Masse als diese eines solchen spezifischen Spürorganes bedürfen.

Inwieweit die Pseudostigmalorgane der Oribatiden und die ähnlichen Gebilde einiger Trombidiiden eine mit denen der *Heterostigmata* identische Funktion haben, — welche diese nun auch sein mag —, scheint mir keineswegs a priori gesichert. Thor ist geneigt, in den betreffenden Gebilden bei *Erythraeus regalis* (und vermutlich auch bei mehreren anderen Trombidiidengattungen) ein Gehörorgan zu erblicken (1903, S. 143—144).

Das Vorhandensein dieser ähnlichen Gebilde (Pseudostigmalorgane) bei den Oribatiden und den *Heterostigmata* ist von Haller (1882 c, S. 308) als Zeichen einer

[1] Auch an alten, sonst geblassten Präparaten zeigen diese Kolben fortwährend eine lebhaft rote Farbe.

näheren Verwandtschaft zwischen den genannten Gruppen aufgefasst worden. Wie dies aber Canestrini (1888, S. 309—310), Michael (1888 a, S. 591—592), Trouessart (1892, S. 20) und Brucker (1900, S. 400) mit vollem Recht hervorgehoben haben, sind die Tarsonemiden und Oribatiden keineswegs mit einander näher verwandt. Wir können deshalb der genannten Ähnlichkeit keinen taxonomischen Wert beimessen, sondern haben darin nur eine Konvergenzanalogie zu erblicken.

9. Die Muskulatur.

Die Muskulatur von *Pediculopsis graminum* ist von mir nicht eingehender studiert worden. Eine Untersuchung derselben dürfte ausser den schon vorher durch Beobachtungen an anderen Milben bekannten Tatsachen in morphologischer Hinsicht kaum etwas Neues bringen. In histologischer Hinsicht dürften indessen die Muskeln vorliegender Milbenart einiges Interesse darbieten; vielleicht werde ich Gelegenheit finden, in einem künftigen Aufsatz einige Mitteilungen hierüber zu bringen.

Auch muss ich vorläufig auf jede Erörterung der Muskulatur der übrigen Acariden verzichten. — Die Drüsen müssen ebenfalls hier unberücksichtigt gelassen werden.

10. Die Geschlechtsorgane von Pediculopsis graminum.

Das Geschlechtsorgan ist in beiden Geschlechtern durchweg unpaar. Es wird embryonal als ein rundlicher Zellhaufen unmittelbar ventral von der Anlage des Exkretionsorganes angelegt. Schon im Larvenstadium lässt sich ein Unterschied zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlechtsorgan leicht erkennen, welcher teils in Gestalt und Lage der Keimdrüse, teils in Verschiedenheiten der Ausführungswege sich kundgibt.

a. Männliches Geschlechtsorgan.

Bei der männlichen Larve ist die Keimdrüse (Fig. 27, *H*) gleichmässiger rundlich und hat überhaupt eine mehr dorsale Lage als bei der weiblichen Larve; die Anlage des Ausführungsweges stellt zunächst einen kurzen, geraden, soliden Zellzylinder dar. Das ausgebildete Geschlechtsorgan des männlichen Prosopons zeigt im Vergleich mit seiner Anlage im Larvenstadium, weil in diesem Geschlecht das vermittelnde Nymphenstadium unterdrückt worden ist, eine auffallend starke Weiterentwicklung. Der Hoden ist (Figg. 49, 51, *H*) stark ballonförmig aufgetrieben und erscheint, da das gerade, unpaare Vas deferens sehr kurz ist, als knapp gestielt. Er füllt jetzt den bei weitem grössten Teil des Hysterosoma aus. Dorsal wird er nur der Mitte entlang von dem

Exkretionsorgan überragt; den Mitteldarm hat er zum grössten Teil nach vorne verdrängt (vgl. oben, S. 98 f.), und der Hinterteil der Bauchganglienmasse wird von dem entsprechend ausgeschweiften Vorderteil des Hodens umgegeben. Der Hoden ist in der Tat so mächtig entwickelt, dass er unter allen Organen, zumal einige von ihnen (Oesophagus, Tracheen) rückgebildet worden sind, einen stark dominierenden Rang einnimmt. Mit Rücksicht hierauf hat Berlese (1897, S. 64) bei Besprechung einer nahestehenden *Pediculoides*-Art mit ähnlich stark entwickeltem Hoden in drasticher Weise „tutto questo maschio ad un testicolo semovente“ verglichen. Die Wandung des Hodens besteht aus einer äusserst zarten, strukturlosen Membran; eine Epithellage habe ich nicht finden können. Die männliche Keimdrüse ist mit Spermien prall gefüllt. Die Spermatogenese ist von mir nicht näher studiert worden; unsere Milbe stellt wegen ihrer geringen Grösse — das ganze Männchen ist nur c:a 130 μ lang — und der entsprechend winzig kleinen Spermazellen für eine derartige Untersuchung überhaupt ein sehr ungünstiges Objekt dar. — Der Penis befindet sich nebst der Geschlechtsöffnung ganz am Hinterende des hier etwa kegelförmig verjüngten Körpers; dieser kegelförmige Teil wird von einer zarten Integumentduplikatur ringsum kragenförmig umgeben, welche letztere der von Brucker bei *Pediculoides ventricosus* beschriebenen „ventouse génitale“ (1900, S. 393) entspricht.

b. Weibliches Geschlechtsorgan.

Die ziemlich ventral gelegene Keimdrüse der weiblichen Larve (Fig. 26, *O*) ist von ovaler Gestalt, die solide Anlage des Ausführungsweges bedeutend länger als bei der männlichen Larve und sanft gebogen. Bei der Nymphe (Fig. 41, *O*) liegt das oval birnförmige Ovarium ventral gleich hinter der Bauchganglienmasse; der ebenfalls unpaare Ovidukt (*Od*) biegt sich sofort nach oben etwa bis zur Mitte der Körperhöhe, um sich wieder in einem Bogen ventralwärts und hinten zu ziehen, zeigt an seinem hinteren Teil eine kropfartige Erweiterung, die als Receptaculum seminis fungieren dürfte, und geht dann in eine kurze Vagina über. Sämtliche Teile sind von einer äusserst zarten Membran umhüllt. Bei dem jungen weiblichen Prosopon (Fig. 44) ist das Ovarium grösser und der Ovidukt länger geworden, was eine Verschiebung des erstgenannten nach vorn veranlasst hat. Die äussere, schlitzförmige Genitalöffnung dürfte, wie schon vorher (S. 29) erwähnt, im zweiten Opisthosomalsegment liegen.

Sobald sich das Weibchen mit den Pflanzensäften voll zu saugen beginnt, erfährt auch das Geschlechtsorgan an allen Teilen eine gewaltige Grössenzunahme. Im Ovarium findet dann eine sehr lebhafte und reichliche Produktion von Oocyten statt, die ziemlich rasch bis zur Reife heranwachsen. Die befruchteten Eier entwickeln sich dann in dem zum Uterus umgebildeten Ovidukt, welcher schliesslich, von der sehr zahlreichen Brut erfüllt (vgl. oben, S. 99), einen ungemein gewaltigen Umfang erreicht. Während die Ovarialwand und die Wand des Uterus von einer äusserst zarten Membran besteht, weist

diejenige der Scheide einen ganz verschiedenen histologischen Bau auf. Ihr Lumen wird zunächst von zahlreichen und dichtstehenden, vorspringenden, längslaufenden Falten begrenzt, die dem inneren Teil der Wandung eine faserige Struktur verleiht. Die Falten gehören einer mächtig ausgebildeten Kutikularschicht an; diese wird aussen von unregelmässig kubischen Epithelzellen umlagert, welche ihrerseits von einer Tunica propria umhüllt werden.

III. Zur Ontogenie der Acariden.

A. Embryonale Entwicklung.

1. Furchung und Blastodermbildung, Entstehung des Entoderms.

Die ersten ontogenetischen Phasen unserer Milbe, die der Oogenese, sind schon in einem Aufsatz von mir (1907 a) erörtert worden. Ich kann unter Hinweis auf den genannten Aufsatz diese Vorgänge hier um so eher unbesprochen lassen, da ich mich hoffentlich mit diesem Thema künftig eingehender werde beschäftigen können. Wenn ich im Folgenden zunächst die Entwicklung des Eies bis zur Blastodermbildung in aller Kürze beschreiben werde, so geschieht dies hauptsächlich nur von rein morphologischem Gesichtspunkte aus. Der Furchungsprozess und vor allem die Kernteilung bietet zwar in cytologischer und allgemein biologischer Hinsicht ein recht grosses Interesse, ich werde aber speziell diese Frage demnächst in einem besonderen Aufsatz behandeln.

Ehe wir zur Schilderung der Verhältnisse bei *Ped. graminum* übergehen, mögen einige kurze Bemerkungen über die Eifurchung bei anderen Acariden vorausgeschickt werden.

Die Eifurchung ist bisher nur bei sehr wenigen Milbenarten und auch dann in der Mehrzahl von Fällen nur bei oberflächlicher Betrachtung beobachtet worden. Diese überaus lückenhafte Kenntnis der ersten embryonalen Vorgänge bei den Milben dürfte, wie dies OUDEMANS (1885, S. 46) hervorhebt, zum grossen Teil auf den „unendlichen Schwierigkeiten, welche ihrem Studium im Wege stehen", beruhen. Soweit aus den zumeist sehr knappen Beschreibungen zu entsehen ist, vollzieht sich die Furchung nicht bei allen Milbenarten auf dieselbe Weise. WAGNER hat (1894, S. 217—218) die bis dahin bekannten Fälle zusammengestellt; nach ihm „kann die Segmentation bei den Milben nach 3 verschiedenen Typen vor sich gehen:

„1) Totale Segmentation. — *Tyroglyphus domesticus* und *T. viviparus* SAL. (SALENSKY [1]), *Pterolichus falciger* und *Pt. delibatus* (ROBIN et MÉGNIN [2]), *Sarcoptes cati* HER.? (LEYDIG [3]), *Cheyletus eruditus* (KRAMER [4]) [5].

[1] SALENSKY 1869 (mir im Original nicht bekannt).

[2] ROBIN et MÉGNIN 1877, S. 233.

[3] LEYDIG 1848, S. 182—183. Nach LEYDIG zeigte sich auch bei *Dermanyssus avium* die Furchung „ana-

2) Interleucytale [Interlecithale] Segmentation mit secundärem Zerfall des Dotters in Kugeln. *Ixodes calcaratus* Bir. [1], *Sarcoptes hominis* (Bourguignon [2], Fürstenberg [3]), (*Hydrachna cruenta* Müll.? — Salensky [4]) [5].

3) Superficielle Segmentation. *Tetranychus telarius* Dugès (Claparède [6]), *Trombidium fuliginosum* Herm.? — Henking [7])".

Unter allen diesen Fällen (vgl. auch die Fussnoten!) ist die Eifurchung nur bei *Ixodes calcaratus* (Wagner), *Pediculoides ventricosus* (Brucker) und *Hyalomma aegyptium* (Bonnet) an Schnittpräparaten untersucht worden. Betreffs mehrerer der übrigen Arten dürfte man vielleicht vorläufig am besten den angeblichen Furchungstypus als nicht ganz sicher festgestellt betrachten. Eine Ausnahme bietet jedoch der von Claparède beobachtete Fall (*Tetranychus*), denn die ziemlich eingehende Beschreibung und die vorzüglichen Figuren lassen wohl keinen Zweifel aufkommen, dass hier die Furchung von Haus aus eine superfizielle ist. Die dürftigen Angaben über die totale Furchung lassen uns dagegen zumeist in Ungewissheit, ob derselbe Furchungsmodus ununterbrochen bestehen bleibt, oder ob er nicht später in einen anderen, superfiziellen, übergeht. So haben z. B. Robin & Mégnin (l. c.) nur die vier ersten, Kramer (l. c.) nur die zwei ersten Furchungskugeln beobachtet. Und obgleich Brucker von einer totalen Furchung bei *Pediculoides ventricosus* spricht, so scheint mir jedoch durch seine überaus kurze Darstellung (l. c., p. 405—406) hier ein Übergang zu dem superfiziellen Modus angedeutet zu werden. Mit Rücksicht auf die später zu erörternden Befunde an *Pediculopsis graminum* erscheint mir die Annahme eines solchen Überganges für die soeben genannten Fälle als nicht unberechtigt. Eine ähnliche Vermutung ist bezüglich der von Robin & Mégnin gemachten Angabe schon von Korschelt & Heider (1892, S 621) ausgesprochen worden.

Auch wenn wir nur die bisher eingehender untersuchten und sicheren Fälle (*Ixodes, Hyalomma, Pediculoides, Tetranychus* in Betracht ziehen, so repräsentieren sie doch drei verschiedene Furchungsmodi, so dass Wagner's Einteilung dennoch im grossen und ganzen zutreffend bleibt.

Gehen wir nun zu *Pediculopsis graminum* über. Das Ei dieser Milbe gehört dem perilecithalen Typus an und zeichnet sich durch einen verhältnismässig recht geringen Dottergehalt aus. Mit Rücksicht darauf, dass die Milbeneier wie auch die der

---

log der der Krätzmilbe" (S. 183). Beachtung verdient noch folgende Bemerkung Leydig's (l. c.): „Die von Acarinen bis jetzt angegebenen Furchungserscheinungen betreffen immer Dotter von bloss molekulären Elementartheilen; treten aber zum molekulären Inhalt noch Fettropfen hinzu, so folgt der Entwicklungstypus der Spinnen, so z. B. bey *Acarus* [wohl *Glycyphagus*] *plumiger*".

[4] Kramer 1881 a, S. 422. (Diese und die folgende Fussnote gehören zur Seite 115).

[5] Nach Brucker (1900, S. 405, 408) ist die Furchung bei *Pediculoides ventricosus* ebenfalls eine totale.

[1] Nach Wagner (1892; 1893; 1894).

[2] Bourguignon 1854, S. 135 f.

[3] Fürstenberg 1861, S. 197.

[4] Salensky (l. c.)

[5] Nach Bonnet (1907, S. 134 f.) auch bei *Hyalomma aegyptium* L.

[6] Claparède 1869, S. 485—486; vgl. auch Donnadieu 1875, S. 95).

[7] Henking 1882, S. 616.

Arthropoden überhaupt im allgemeinen sehr dotterreich sind, dürfte das Verhalten des *Pediculopsis*-Eies keinen ursprünglichen Zustand verraten (vgl. KORSCHELT & HEIDER 1902, S. 256), sondern eher eine sekundäre Eigenschaft darstellen, die zu der intrauterinen Entwicklung der Eier, bezw. zur Ernährung der Embryonen durch das im Uterus enthaltene flüssige Nahrungsmaterial in Beziehung zu bringen sein dürfte, d. h. zu einem Entwicklungsmodus, der unter den Milben als ein abgeleiteter zu betrachten ist.

Bei *Pediculopsis graminum* lassen sich in dem Furchungsvorgang zwei verschiedene Phasen unterscheiden, von denen die erste durch einen totalen und äqualen, die zweite durch einen superfiziellen Furchungsmodus gekennzeichnet wird. Der erste, senkrecht zur Längsachse des Eies stattfindende Teilungsvorgang verläuft regelmässig total und führt zur Entstehung zweier symmetrischer Blastomeren. Figg. 1 und 2 (auf Taf. I) stellen Abbildungen zweier verschiedener Schnitte durch ein und dasselbe Ei dar, welches schräg (tangential) getroffen worden ist, so dass die Symmetrie hier nicht zum Vorschein kommt. In Fig. 1 ist dieses Ei etwa durch die Mitte, in Fig. 2 mehr an der einen Seite geschnitten worden, weshalb hier von dem einen Blastomer nur ein kleiner Teil zu sehen ist; dass die Furchung eine durchaus totale ist, geht indessen aus diesen Abbildungen zur Genüge hervor. Jeder der beiden ersten Blastomeren teilt sich ebenfalls total und äqual, wodurch vier gleichgrosse Blastomeren entstehen; diese Teilung findet aber nicht genau gleichzeitig statt, sondern das eine Blastomer kann hierin dem anderen voraneilen, wodurch vorübergehend ein Stadium mit drei Blastomeren auftreten kann. [1] Fig. 3 zeigt ein solches Stadium; das in der Figur oben gelegene Blastomer ist noch ungeteilt, während die Teilung des unteren, wie sich dies aus einem anderen (nicht abgebildeten) Schnitte desselben Eies ergibt, noch nicht vollständig abgeschlossen ist, indem die Tochterblastomeren sich in der Telophase befinden. [2] Auf dieselbe Weise erfolgt nun eine Teilung in 8 und 16 Blastomeren [3].

Von jetzt ab beginnt aber die zweite der oben erwähnten Phasen einzutreten. Die nach allen Richtungen mit unregelmässigen Protoplosma-Ausläufern versehenen Furchungszellen rücken nämlich nun nach der Peripherie hin und umgeben dann die nach dem Zentrum verdrängten Dotterkugeln. Die Figg. 4 und 5 repräsentieren zwei verschiedene Schnitte durch ein und dasselbe Ei, welches sich auf einem 36-zelligen (vgl. die Fussnote 3) Furchungsstadium befindet. In Fig. 4 ist das Ei ganz am einen Pole getroffen worden und zeigt fünf periphere (endständige) Blastomeren; von den Dotterkugeln befinden sich (links unten) zwei noch an der Peripherie. Fig. 5 zeigt einen von demselben Pole etwas entfernten Schnitt; der zentral gelegene Dotter wird

[1] Eine ganz entsprechende Erscheinung wird von LUDWIG (1876, S. 475) für *Philodromus limbatus* bemerkt; auch KISHINOUYE erwähnt (1890, S. 59) bei *Lycosa* ein Stadium mit drei Kernen.

[2] Dass das obere Blastomer die beiden unteren nur wenig an Grösse zu übertreffen scheint, ist auch hier auf ein schräges Durchschneiden des Eies zurückzuführen, wodurch jenes hier seitlich getroffen worden ist.

[3] 8- und 16-zellige Stadien u. s. w. kommen nicht ganz regelmässig vor, weil die Teilung oft ungleichzeitig erfolgt; eine ähnliche Erscheinung erwähnt auch KISHINOUYE (l. c.) für *Lycosa* und WAGNER (1894) für *Ixodes*.

von den peripheren Furchungszellen umgegeben; rechts oben zwei Blastomeren in Telophase. Fig. 6 stellt ein etwas späteres Furchungsstadium dar. Hier liegen die Blastomeren sämtlich ziemlich regelmässig an der Peripherie, die Dottermasse umschliessend, welche letztere von einem protoplasmatischen, anscheinend von den Zellenausläufern gebildeten feinen Netzwerk durchsetzt wird. [1]

Aus diesen peripheren Zellen geht dann durch weitere Teilungen das Blastoderm hervor. Hierbei ist aber zu bemerken, dass nicht sämtliche Furchungszellen künftighin die periphere Lage bewahren, sondern dass bei fortgesetzter Teilung hie und da einige ihrer Abkömmlinge nach innen gelangen, wo sie zwischen die Dotterkugeln zu liegen kommen (Fig. 7). Hier nehmen sie dann die Funktion von Vitellophagen an (Fig. 8) und gehen schliesslich zu Grunde. Auf einem verhältnismässig späten Stadium zeigen die Blastomeren ein recht merkwürdiges, scharfeckiges, oft beinahe keilförmiges Aussehen (Fig. 8). Auf den ersten Blick erscheint es, als ob es sich hier schlechthin um Artefakte, um eine durch die Fixierung hervorgerufene Schrumpfung der betreffenden Zellen handeln würde. Dass dies dennoch nicht der Fall ist, scheint daraus hervorzugehen, erstens, dass ich dasselbe Bild stets nur im entsprechenden Furchungsstadium beobachtet habe, zweitens, dass Eier in diesem Stadium an denselben Schnitten vielfach in unmittelbarer Nähe von anderen auf früheren Stadien befindlichen Eiern liegen, deren Furchungszellen in ausgeprägter Weise jene mit zahlreichen Ausläufern versehene Gestalt aufweisen. [2] In dem soeben genannten Stadium (Fig. 8) fällt es auf, dass die Furchungszellen nur wenige Protoplasma-Ausläufer zeigen, bezw. solche überhaupt nicht mehr besitzen, sowie dass ihr Plasmakörper im Vergleich mit dem Verhalten in früheren Furchungsstadien sich zumeist durch eine dichtere Konsistenz auszeichnet. Dies dürfte auf eine Konzentrations- oder sagen wir eher eine Kondensationserscheinung der betreffenden Zellen zurückzuführen sein; die Protoplasma-Ausläufer werden allmählig in den Zellkörper eingezogen — eben hierdurch entstehen die eckigen Konturen der Zellen — und das Plasma erfährt dabei zugleich eine Verdichtung. Der jetzt folgende Vorgang kann als eine Vorstufe der definitiven Blastodermbildung betrachtet werden. Die Zellen teilen sich nochmals und lagern sich in eine ziemlich regelmässige periphere Schicht (Fig. 9), wo die einzelnen Zellen eine unbestimmt konturierte, hohe Form und basal gelegene Kerne aufweisen. Später nehmen sie eine bestimmt begrenzte, etwa kubische Gestalt an (Fig. 10); das Blastoderm ist nun definitiv ausgebildet.

Die Eifurchung bei *Ped. graminum* ist also, wie schon erwähnt, anfangs eine totale und geht dann in eine superfizielle über. Hierdurch ergibt sich prinzipiell

---

[1] Sowohl die durch zahlreiche Ausläufer charakterisierte Gestalt der Furchungszellen als speziell die eben geschilderte Anordnung erinnert an die von WEISMANN und ISCHIKAWA (1887) bei *Leptodora hyalina* beschriebene und abgebildete. Ihr Ausspruch: „man sieht, wie die feinen Ausläufer der Zellen zusammenstossen und ein Netzwerk bilden, welches die Dotterkugeln zwischen sich fasst" (S. 9) passt beinahe wörtlich für das in Fig. 6 abgebildete Stadium von *Ped. graminum.*

[2] Noch spätere Stadien mit ausgebildetem Blastoderm (Fig. 10) sowie schon mehr oder weniger fortgeschrittene Embryonalstadien zeigen ebenfalls an denselben Präparaten keine auf Schrumpfung hindeutenden Bilder.

eine unverkennbare Übereinstimmung mit dem von Ludwig (1876), Schimkewitsch (1887), Morin (1887; 1888) u. A. [1] bei verschiedenen Spinnen beschriebenen Furchungsmodus [2], wenn auch die Verhältnisse in Einzelheiten, z. T. wohl infolge des verschieden starken Dottergehalts, sich verschieden gestalten. So kommt es u. a. bei *Ped. graminum* nicht zur Bildung einer Furchungshöhle, welche bei den Spinnen dagegen in der Regel aufzutreten scheint.

In dieser letzteren Hinsicht findet sich eine Ähnlichkeit mit den Phalangiden, mit denen *Pediculopsis* auch insofern übereinstimmt, als bei ihnen während der Furchung einige Kerne, bezw. Zellen im Dotter zurückbleiben, [3] wobei indessen zu bemerken ist, dass bei unserer Milbe die Vorläufer der zwischen den Dotterkugeln befindlichen Zellen schon nach der Peripherie gerückt waren, so dass diese letzteren streng genommen sekundär wieder in den Dotter gelangt sind. [4] Während Faussek für diese zurückgebliebenen Dotterzellen die Bedeutung von Entodermzellen beansprucht und von ihnen das Epithel des Mitteldarmes hervorgehen lässt, wird dies von Schimkewitsch (1898) durchaus in Abrede gestellt; nach ihm stellen die betreffenden Dotterzellen nur Vitellophagen dar, welche keinen direkten Anteil am Aufbau des embryonalen Körpers nehmen.

Auch für die Spinnen ist ein Zurückbleiben einiger Furchungszellen bezw. Kerne im Dotter von Balfour (1880 a) und Schimkewitsch (1887) angegeben worden. Von anderen Autoren, wie Morin (1887; 1888), Kishinouye (1890, S. 60) und später auch von Schimkewitsch (1898, S. 25—26) ist jedoch nachdrücklich hervorgehoben worden, dass zur Zeit der Blastodermbildung alle Zellelemente an der Oberfläche des Eies liegen und keine einzige Zelle bezw. Kern im Dotter zurückbleibt. Nach Morin und Kishinouye gehen die Entodermzellen von einer ventralen Verdickung des Blastoderms hervor und rücken von dort in die Dottermasse hinein. Schimkewitsch gibt in seiner späteren Arbeit (1898) etwas abweichend für gewisse Spinnen eine doppelte Anlage des Entoderms an; übrigens bemerkt er, dass auch bei den *Araneina* die Vitellophagen, welche hier im Gegensatz zu den Phalangiden erst nach der Blastodermbildung aus sekundär in den Dotter zurückgewanderten Zellen entstehen, durchaus kein Material zur Bildung des Mitteldarmepithels geben.

Nach Wagner (1892; 1893) finden sich auch bei *Ixodes* zur Zeit der Blastodermbildung keine Zellen im Dotter mehr. Später entstehen aber unregelmässig an beliebigen Stellen des Blastoderms einzelne Zellen, welche in den Dotter hineinwandern. Soweit aus den Ausführungen des Verfassers (vgl. auch 1894, S. 219, 220) ersichtlich,

---

[1] Von der merkwürdigen Auffassung Balbiani's (1873) können wir hier absehen.

[2] Nach Kishinouye (1890, S. 59) ist die Furchung bei *Lycosa* streng genommen „not total but syncytial, as the periplasm remains undivided"; vgl. auch S. 81. Auch mit den Pseudoscorpionen besteht insofern eine Ähnlichkeit, als bei ihnen die Furchung ebenfalls anfänglich eine totale ist, obgleich später abweichende Verhältnisse eintreten. Vgl. Metschnikoff (1871 b, S. 515), Stecker (1876, S. 202 f., 206), Barrois (1896, S. 466, 494).

[3] Vgl. Henking (1887), Faussek (1891 a; 1891 b; 1892), Schimkewitsch (1898).

[4] Nach Schimkewitsch kommt jedoch bei *Phalangium* noch in recht späten Stadien eine Einwanderung einzelner Zellen von der Peripherie in den Dotter vor, „welche in Gemeinschaft mit den schon früher im Dotter verbliebenen zu Vitellophagen werden" (1898, S. 35; vgl. auch S. 36).

scheinen diese Dotterzellen an der Bildung des Entoderms teilzunehmen; andererseits entstehen aber Entodermzellen auch an einer bestimmt lokalisierten Stelle „auf der Rückseite des Eies, ein wenig näher zu seinem Schwanzende, d. h. auf der Stelle, welche dem zukünftigen Schwanzlappen des Keimstreifens entspricht" (1894, S. 220), wo eine Zellenimmigration vor sich geht. BRAUER hat (1894, S. 429) die Vermutung ausgesprochen, dass die „von WAGNER beobachteten Dotterzellen, welche allseitig vom Blastoderm entstehen — — — wirkliche Dotterzellen, dagegen die [an jener lokalisierten Stelle entstandenen] einen Haufen „an der Rückseite des Eies näher zum hinteren Ende zu" bildenden Zellen, welche das übrige Entoderm liefern sollen und zu deren Seiten auch das Mesoderm auftritt, allein Entodermzellen sein" dürften. Diese Deutung scheint mir auch mit Hinblick auf die gleich zu besprechenden Befunde an *Pediculopsis* recht wahrscheinlich zu sein und würde unleugbar mit den sonst bekannten diesbezüglichen Verhältnissen bei anderen Arachnoiden besser im Einklang stehen.

Wenden wir uns jetzt wieder der *Pediculopsis* zu. Es ist schon oben angedeutet worden, dass die während der Furchung in den Dotter hineingerückten Zellen Vitellophagen werden, welche schliesslich zu Grunde gehen und demnach an dem Aufbau des Embryokörpers nicht direkt beteiligt sind. Betreffs der Enstehung der Entodermzellen ist Folgendes zu bemerken. Auf einer streng lokalisierten Stelle, welche dem Hinterende des künftigen Embryos entspricht, findet eine Zellwucherung und deutlich bemerkbare Immigration von Zellen statt (Fig. 9). Diese immigrierenden Zellen allein, nicht aber die vorher erwähnten im Dotter befindlichen Vitellophagen stellen hier Entodermzellen dar. Mit Rücksicht hierauf dürften wir, wie dies KISHINOUYE (1890, S. 63, 82) für Spinnen und WAGNER (1894, S. 220) für *Ixodes* geltend gemacht haben, in dem soeben erwähnten Immigrationsvorgang eine modifizierte Gastrulation erblicken (vgl. auch BRAUER 1894, S. 429).

Fassen wir das Gesagte nochmals zusammen, so ergibt sich, dass bei *Ped. graminum* die Eifurchung, Blastodermbildung und erste Entstehung des Entoderms deutliche Anklänge an die entsprechenden Verhältnisse anderer Arachnoiden zeigen.

2. Die äusseren Entwicklungserscheinungen am Pediculopsis-Embryo.

a. Die Vorgänge bis zur Reversion.

Wenn ich jetzt zur Darstellung der weiteren embryonalen Entwicklung von *Pediculopsis* übergehe, muss ich mich hauptsächlich nur auf die äusseren Erscheinungen beschränken, weil ich vorläufig nicht Gelegenheit hatte, die inneren Vorgänge eingehender zu studieren. Diese stimmen übrigens, soweit meine bisherigen Erfahrungen reichen, im wesentlichen mit den allerdings ziemlich knappen Angaben BRUCKER's (1900) für *Pediculoides ventricosus* überein.

Bei *Ped. graminum* kommt es etwa auf dieselbe Weise, wie sie WAGNER (1894) gegen SALENSKI (1869) für *Ixodes* beschrieben hat, zur Bildung eines Keimstreifens, welcher von der Rückseite des Eies und zwar vom Ende des künftigen Schwanzlappens sich nach vorn über den aboralen Eipol, die Bauchseite und dann über den oralen Eipol zieht, so dass der künftige Kopflappen ebenfalls auf die Rückseite des Eies zu liegen kommt und beinahe den Schwanzlappen berührt. Hinsichtlich dieser gekrümmten Lage des Keimstreifens besteht somit eine recht auffallende Übereinstimmung vor allem mit vielen Araneen und Pedipalpen.

Am Keimstreifen tritt dann eine Sonderung in Ursegmente auf. In dem frühesten von mir (an Schnitten) beobachteten Stadium dieser Segmentierung erwies sich der Keimstreifen durch vier deutliche Querfurchen in einen umfangreichen vorderen und einen etwas kleineren hinteren Abschnitt, sowie zwischen denselben in drei etwa gleichgrosse Ursegmente gesondert. Die ovale Form des Eies und das Vorhandensein einer ziemlich tiefen dorsalen Einkerbung zwischen dem Kopf- und Schwanzlappen ermöglicht unschwer eine sichere Orientierung dieser Segmente, welche denen der drei ersten künftigen Gangbeinpaare entsprechen. Nach der ungleich starken Ausbildung der Querfurchen zu urteilen, dürfte von diesen drei Segmenten zuerst dasjenige des 1. und dann je das des 2. und 3. Gangbeinpaares zustande gekommen sein. Dann folgt die Abtrennung des Segments des 4. Gangbeinpaares und etwa gleichzeitig dasjenige der Pedipalpen, welches grösser als die übrigen ist. Zuletzt sondert sich das verhältnismässig kleine Segment der Cheliceren ab. Der vor ihm gelegene Abschnitt stellt dann den sogenannten Kopflappen dar. Die so segmentierte Körperregion, das Prosoma, macht mehr als $^3/_4$ der Peripherie des ganzen, stark gekrümmten Keimstreifens aus. Die hintere, verhältnismässig sehr unbedeutende Körperregion, das Opisthosoma, weist keine deutliche Segmentierung auf; an geeigneten Schnitten kann jedoch etwas später eine Andeutung von etwa 6 fast unmerklichen Segmenten wahrgenommen werden.

An den sechs gesonderten Prosomalsegmenten beginnen nun die Gliedmassenanlagen als ziemlich grosse, plumpe Wülste hervorzuspriessen (Figg. 11, 12), wobei wieder die Chelicerenanlagen etwas später als die übrigen zur Ausbildung gelangen. [1]

Am Keimstreifen ist inzwischen im prosomalen Bezirk ventral eine mediane Längsfurche, Medianrinne *(Mr)*, aufgetreten, wodurch derselbe in zwei symmetrische Hälften, eine rechte und linke, geteilt wird. Diese beiden Hälften weichen von einander ab

---

[1] SUPINO behauptet (1895), dass bei den Acaridenembryonen „le mandibole ed i palpi [Cheliceren und Pedipalpen] si originano da un solo segmento" (S. 256), sowie „che l'una è proliferazione dell'altre" (S. 253). In diesem angeblichen Verhalten, sowie in einigen anderen Verhältnissen (Fehlen embryonaler opisthosomaler Gliedmassenanlagen, Fehlen des letzten Beinpaares im Larvenstadium, Auftreten von sog. Deutovum-, Tritovum- und Hypopusstadien, Metamorphose) erblickt er so grosse prinzipielle Unterschiede den übrigen Arachnoiden gegenüber, dass er die Acariden als eine selbständige Klasse von den übrigen Arachnoiden trennt (vgl. oben S. 57 Fussnote 2). Bei *Pediculopsis* spriessen aber die Cheliceren und Pedipalpen entschieden je aus einem besonderen Ursegement hervor. Die eigentümlichen Angaben SUPINO's sind auch von anderen Autoren nicht bestätigt worden; im Gegenteil lässt sich nach ihren Angaben hierin kein prinzipieller Unterschied von anderen Arachnoiden bemerken. Auch die übrigen von SUPINO hervorgehobenen Argumente verlieren — wie wir dies weiter unten sehen werden — bei einer eingehenderen Prüfung jede Berechtigung.

und der Zwischenraum zwischen ihnen wird von Dotter ausgefüllt (Fig. 13). Durch diesen Vorgang werden die jetzt schon ziemlich vorgeschrittenen Gliedmassenanlagen beider Hälfte lateralwärts verschoben.

Zu gleicher Zeit werden die Kopf- und Schwanzlappen einander noch mehr genähert. Der letztere erscheint (Fig. 14) am Ende stark eingedrückt und weist eine seichte Längsfurche auf, etwa wie dies Wagner (1894) für *Ixodes* beschrieben hat; sein Hinterende ragt jetzt über die Oberfläche der Rückseite hinauf, welche unter demselben eine (nur an Schnitten bemerkbare) schräge, spaltartige Vertiefung zeigt. In letzterer Hinsicht bietet der Schwanzlappen somit eine recht grosse Übereinstimmung mit demjenigen vieler Spinnenembryonen dar. [1] An den nur schwach angedeuteten Opisthosomalsegmenten können (nur an Schnitten) kaum bemerkbare Verdickungen beobachtet werden. Ob diese, wie es Brucker (1900) für *Pediculoides ventricosus* vermutet, ganz rudimentäre Extremitätenanlagen repräsentieren (vgl. oben, S. 75 f.), wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden; eine solche Deutung erscheint jedoch nicht unwahrscheinlich. Schon vor dem von den Figg. 13 und 14 repräsentierten Stadium entsteht durch Einstülpung an dem als Kopflappen bezeichneten Abschnitt das Stomodaeum; hierdurch ergibt sich unzweideutig die ursprünglich postorale Lage der Cheliceren. Die anfangs ziemlich gut bemerkbaren prosomalen Intersegementalfurchen sind wieder undeutlich geworden.

b. Die Periode der Reversion.

Während bisher die ursprüngliche, dorsale Krümmung des Embryokörpers fortwährend bestehen blieb, ja durch die weitergehende Annäherung der Kopf- und Schwanzlappen sogar noch ausgesprochener geworden ist, wird in einem etwas späteren Stadium, wie dies die Figg. 15—17 repräsentieren, die Reversion schon eingeleitet. Dieser Vorgang beginnt zunächst mit einer Veränderung in der Gegend des Schwanzlappens, welcher allmählich nach vorn gedreht und zugleich etwas abgeflacht wird, während gleichzeitig jene darunter befindliche spaltartige Vertiefung ausgeglichen wird. Hierdurch wird nicht nur der Schwanzlappen von dem Kopflappen entfernt (Fig. 15), sondern die Dorsalseite des Embryos, welche hier sehr dünnwandig ist, weist jetzt auch eine mehr ebene, in der Gegend des Schwanzlappens jedoch etwas flach vorgewölbte Oberfläche auf. In diesem Stadium hat das breit gerundete Hinterende, an dem eine mediane Einstülpung — das Proctodaeum — bemerkbar wird (Fig. 16) [2], noch eine etwas dorsale Lage (Fig. 15). Der Umrollungsprozess schreitet aber noch immer weiter fort. Das jetzt stumpf kegelförmig gewordene Caudalende nimmt bald eine ventrale Lage ein (Fig. 18) und trägt gerade auf dem Gipfel die kleine runde Öffnung des Proctodaeums, die sich hier als Exkretionsporus geltend macht (Fig. 19). Nach vollzogener Reversion hat der hintere Körperteil eine

[1] Man vgl. z. B. die Abbildungen von Locy (1886, Pl. VIII, Figg. 50—53) und Kishinouye (1890, Pl. XIII, Fig. 19; XIV, Fig. 26 und 1894, Pl. X, Fig. 8).

[2] Im Gegensatz zu *Ixodes* (nach Wagner 1894, S. 235), aber in Übereinstimmung mit mehreren Spinnen, entsteht also bei *Pediculopsis* das Proctodaeum später als das Stomodaeum.

spitz kegelförmige Gestalt und ist nach vorn gegen die Bauchfläche umgeklappt. Der Exkretionsporus ist jetzt rückgebildet worden und die definitive Geschlossenheit des Exkretionsorganes eingetreten (Fig. 21).

Während der Reversion machen sich nun andere äussere und innere Veränderungen bemerkbar. Betrachten wir zunächst das von den Figg. 15 und 16 repräsentierte Stadium. Der in die Medianrinne vorgewölbte Dotter wird wieder dorsad verdrängt und die Bauchfläche erscheint demgemäss mehr abgeflacht (Fig. 15). Die Extremitätenanlagen werden allmählich stärker differenziert. Die vier Gangbeinpaare sind merklich länger und schlanker geworden, nach hinten gerichtet und stossen distal aneinander (Fig. 16). Die Pedipalpen haben eine verhältnismässig nur geringe Längenzunahme erfahren; basal (am Coxalteil) weisen sie an der Aussenseite eine schon vorher angedeutete rundliche Vorwölbung auf. Sie sind mehr nach vorne gerichtet als die Gangbeinpaare, wodurch zwischen ihnen und dem 1. Beinpaar ein Zwischenraum bemerkbar wird, und treten in nähere Beziehung zu den Cheliceren. Diese sind eher kürzer als in dem vorhergehenden Stadium, am Ende knopfförmig. Der Kopflappen erweist sich etwas nach vorn gebogen und zeigt unmittelbar vor den Chelicerenanlagen eine paarige (nur dorsal sichtbare) schwache Vorwölbung (Fig. 17, *Praech.*); vor derselben findet sich median ein kurzer und stumpfer unpaarer Hügel *(Rst.)*, der wohl dem Rostrum der Autoren entspricht. Unter diesem befindet sich das Stomodaeum.

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit dem auf den Figg. 18—20 abgebildeten Stadium zu. Ein Vergleich mit dem soeben beschriebenen Stadium zeigt, dass jetzt schon recht grosse Veränderungen eingetreten sind. Am meisten auffallend ist die Tatsache, dass das letzte (4.) Gangbeinpaar, welches schon eine recht bedeutende Entwicklung erfahren hatte (vgl. Fig. 16), rückgebildet worden ist. Dasselbe ist jedoch nicht gänzlich verschwunden, sondern persistiert, in die Körperwand eingezogen, als imaginalscheibenartiges Gebilde, um erst beim Übergang vom Larvenstadium zu dem nächstfolgenden wieder hervorzutreten. Diese Rückbildung tritt erst dann ein, nachdem das Caudalende des Embryos eine etwas ventrale Lage eingenommen hat; man vergleiche die starke Ausbildung dieses Beinpaares unmittelbar vor der ventrad stattfindenen Verlagerung des Hinterendes (Fig 16). Auf die Frage nach der Ursache dieser Rückbildung werde ich später zurückkommen. Von den übrigen drei Gangbeinpaaren ist das dritte, wie es scheint infolge einer Streckung der Mittelpartie des Körpers, ein wenig von dem zweiten entfernt und jetzt mehr nach vorn gerichtet, wodurch das 2. und 3. Paar etwas gegen einander konvergieren (Fig. 18). Es handelt sich hier um die erste Vorstufe zur Differenzierung des Milbenkörpers in die sekundären, von mir als Proterosoma und Hysterosoma bezeichneten Körperregionen. Sämtliche drei Gangbeinpaare sind übrigens wieder etwas gedrungener, als in dem zuletzt beschriebenen Stadium.

Recht grosse Veränderungen sowohl inbezug auf Gestalt und Lage zeigen die Anlagen der Pedipalpen und Cheliceren, deren Verwendung zur Mundbildung, bezw. zum Autbau des Gnathosoma (im Verein mit dem Kopflappen) zu Tage tritt. Diese beiden Gliedmassenpaare werden nach vorn verschoben, während gleichzeitig der Kopflappen (mit der Mundöffnung) sich caudad zieht. Durch diese Verlagerung bekommen

die Cheliceren, welche eine bedeutende Reduktion erfahren haben, eine präorale Lage. Die Pedipalpenanlagen sind ebenfalls am distalen Teil stark rückgebildet worden, mit ihren proximalen Teilen umfassen sie seitlich und unten die Chelicerenanlagen, verschmelzen dann am Coxalteil ventral median miteinander, so die seitliche und untere Wand des Gnathosoma bildend (Fig. 19). Die obere Wand dieses kopfähnlichen Abschnittes stellt der vorgerückte hügelartige unpaare Vorderteil des Kopflappens dar, welcher seitlich mit dem Dorsalteil der Pedipalpencoxae verwächst. Betreffs der Zusammensetzung des Gnathosoma bei dem ausgebildeten Tier wird übrigens auf die S. 45—47 gegebene ausführlichere Darstellung verwiesen.

In dem zuletzt besprochenen Embryonalstadium tritt die erste Differenzierung des Mitteldarmes in Divertikel hervor, von denen ein vorderes, grösseres und ein hinteres, kleineres Paar ersichtlich wird (Fig. 20). Gleichzeitig ist auch das Exkretionsorgan zur Ausbildung gelangt; dasselbe nimmt eine median-dorsale Lage ein, hat eine schmal röhrenförmige Gestalt und erstreckt sich von der Gegend des mittleren Vorderrandes des Mitteldarmes nach hinten bis zum Proctodaeum, mit dem es gerade jetzt in Verbindung steht (Fig. 20).

Wenn die Reversion beendet ist und der Körperhinterteil die ventral gekrümmte Lage erreicht hat (Fig. 21), tritt die in dem zunächst vorher beschriebenen Stadium schon angebahnte Sonderung des Körpers in Protero- und Hysterosoma durch das Auftreten hinter dem 2. Beinpaar von einer ringsum verlaufenden Querfurche, welche dann in allen späteren freilebenden Stadien persistiert, deutlich zum Vorschein. Die drei Beinpaare haben jetzt eine spitz kegelförmige Gestalt, die beiden ersten sind nach hinten, das 3. etwas nach vorn gerichtet. Auch das Gnathosoma zeigt jetzt eine definitive Verschmelzung der dasselbe zusammensetzenden Teile. Der Mitteldarm weist nun auch eine seitliche, stumpfe Lobe (in der Gegend des 3. Beinpaares) auf. Das Exkretionsorgan hat den Zusammenhang mit der verwachsenen Proctodaealöffnung aufgegeben und stellt einen röhrenförmigen, allseitig geschlossenen Blindsack dar, welcher mit Exkretkörnern sich zu erfüllen beginnt. In diesem Stadium lässt sich schon der allgemeinen Gestaltung nach die künftige, junge Milbenlarve erkennen.

Von jetzt ab kann der weitere Entwicklungsgang des jungen Individuums einen verschiedenen Verlauf zeigen, je nachdem das Tier als Larve ausschlüpft, oder die Entwicklung fortwährend eine intrauterine ist. Ehe wir zur Erörterung dieser Vorgänge übergehen, sollen einige im Vorhergehenden nur beiläufig erwähnte Verhältnisse eine eingehendere Besprechung finden.

Es mag hier nur noch bemerkt werden, dass *Ped. graminum*, wie dies aus der obigen Darstellung hervorgeht, auch in den späteren embryonalen Vorgängen mehrere Übereinstimmungen mit anderen Arachnoiden, und zwar namentlich mit mehreren Spinnen zeigt. So in der Bildung eines dorsal gekrümmten Keimstreifens, in dem Auftreten einer Medianrinne und in der temporären ventralen Vorwölbung des Dotters, in der relativ späten Ausbildung der ursprünglich postoral gelegenen Cheliceren, in der übereinstimmenden Zeitfolge des Auftretens der Stomodaeum- und Proctodaeumbildung, in dem Emporsteigen des Schwanzlappens und der darunter befindlichen spaltartigen Vertie-

fung[1] und schliesslich in der Reversionserscheinung, die zu einem ventral eingeknickten Zustand des Hinterleibs führt, aber sonst, wie wir dies weiter unten sehen werden, dennoch auf eine etwas verschiedenartige Weise verläuft.

3. Uber die metamere Zusammensetzung des Acariden-Prosoma.

Es wurde oben erwähnt, dass in einem gewissen embryonalen Stadium vor den Chelicerenanlagen und zwar zwischen diesen und dem unpaaren Hügel des Kopflappens (also jedenfalls im Bereich des Kopflappens) eine paarige Vorwölbung zum Vorschein kommt. Diese Vorwölbung tritt nur vorübergehend auf und verschwindet wieder bald bei der nach unten erfolgenden Verschiebung jenes Hügels (Rostrums) sammt der Mundöffnung. Betreffs der morphologischen Bedeutung dieses paarigen Gebildes kann ich mir vorläufig kein sicheres Urteil bilden. Ich möchte dennoch die Vermutung aussprechen, dass wir hierin vielleicht die Andeutung eines sich, später als die übrigen, differenzierenden und bald wieder unterdrückten Prosomalsegmentes[2] zu erblicken haben. Wenn diese Interpretierung richtig ist, so würde sich eine Übereinstimmung mit den Befunden Kishinouye's (1894) und Pappenheim's (1903) ergeben, welche Autoren bei Spinnenembryonen ebenfalls im Bereiche des Kopflappens das Vorhandensein eines mit dem Acron verschmolzenen prächeliceren Segmentes unzweideutig nachgewiesen haben. Allerdings habe ich ein diesem mutmasslichen Segment zukommendes, selbständiges Cölom oder eine besondere Ganglienanlage, durch deren Nachweis die Natur des genannten Abschnittes als einen tatsächlichen Segmentes sichergestellt werden könnte, vorläufig nicht beobachten können; mit Rücksicht auf das ziemlich schnell vorübergehende Erscheinen des betreffenden Gebildes und in Anbetracht der grossen Schwierigkeit, geeignete Schnitte der mikroskopisch kleinen Eier gerade in diesem Stadium zu erhalten, dürften wir aber vielleicht auf diese negativen Ergebnisse kein entscheidendes Gewicht legen, zumal an viel günstigeren Objekten (*Limulus*, Kingsley 1893; Skorpion, Brauer 1895) der Nachweis eines solchen Cölomsäckchens nicht gelungen ist[3]. Die genannte paarige Vorwölbung als ein der „Unterlippe" der Autoren gleichwertiges Gebilde zu betrachten, erscheint mir schon mit Hinblick auf die verhältnismässig sehr starke Ausbildung desselben als wenig wahrscheinlich. Von etwaigen Extremitätenanlagen sind an diesen Vorwölbungen nicht die geringsten Spuren bemerkbar. Auch kann ich bei *Ped. graminum* den rostralen Hügel, der nach meinen Befunden in Übereinstimmung mit den Angaben von Claparède (1862), Salensky (1871), Lendl (1886) Wagner (1894), Pappenheim (1903)

---

[1]) Bei *Pholcus* ist jedoch ausnahmsweise der Schwanzlappen sogleich ventral umgeklappt (vgl. Claparède (1862), Emerton (1872), Morin (1887; 1888).

[2] Die Paarigkeit dürfte, ähnlich wie früher die übrigen Segmente betreffend, auf das Auftreten der Medianrinne zurückzuführen sein.

[3] Wie dies Heymons (1901, S 141) für *Limulus* und *Scorpio* bemerkt, können auch bei *Pediculopsis* die prächeliceren Cölomsäckchen schon verloren gegangen sein; auch bei den Insekten dürfte nach Heymons ein ganz entsprechendes Verhalten stattgefunden haben.

u. A. von Haus aus unpaar angelegt wird, keineswegs als ein Verschmelzungsprodukt zweier ursprünglich paariger Bestandteile (vgl. SCHIMKEWITSCH 1884 b; BRAUER 1895; CARPENTER 1903), noch weniger als ein aus einem Gliedmassenpaar hervorgegangenes Gebilde (CRONEBERG 1880) betrachten. Es finden sich hier in der Tat garkeine Anhaltspunkte für die Annahme irgendwelcher prächelicer vorhandenen Extremitätenanlagen, wie solche, allerdings in etwas verschiedener Weise, von einigen Autoren (CRONEBERG 1880; JAWOROWSKI 1891, 1892; POKROWSKI 1899; PEREYASLAWZEWA 1901) für die Embryonen gewisser Spinnen und Pedipalpen (Phryniden) beschrieben worden sind, welche Angaben jedoch vielfach, so neuerdings von HEYMONS (1901, S. 140) und PAPPENHEIM (1903, S. 149), angezweifelt worden sind.

Unter der Voraussetzung, dass jene paarige, nur temporär auftretende Vorwölbung tatsächlich ein prächeliceres und zwar das erste ursprünglich postorale Segment darstelle, stehen also die Befunde an *Pediculopsis* in vollem Einklang mit der Auffassung HEYMONS' betreffs der Zusammensetzung des Prosoma (Cephalon, HEYMONS) bei den Arachnoiden, nach welcher dieses „sich aus dem Acron und 7 postoralen Metameren zusammenfügt" (1901, S. 141). Das Acron würde somit hier von dem vor dem Stomodaeum gelegenen, den Rostralhügel tragenden Abschnitt repräsentiert werden, das 1. postorale, nur vorübergehend plastisch erkennbare, Metamer ist gliedmassenlos und bildet zusammen mit dem Acron das Protoprosoma (Protocephalon, HEYMONS), die übrigen sechs postoralen Prosomalsegmente tragen die Anlagen der gewöhnlichen sechs Extremitätenpaare der Arachnoiden (Cheliceren, Pedipalpen, 1.—4. Gangbeinpaare). Aus dem Gesagten ergibt sich ferner, dass in die Mundbildung keine weiteren Gliedmassenanlagen als die der Cheliceren und Pedipalpen eingehen, was ja nunmehr ziemlich allgemein anerkannt sein dürfte. [1]

4. Die Ursache der Entstehung eines sechsfüssigen Jugendstadiums („Larve") bei den Acariden.

Wie dies aus dem oben Angeführten hervorgeht, werden gleichzeitig mit den übrigen Gliedmassenanlagen auch diejenigen des 4. Gangbeinpaares bei dem Embryo von *Ped. graminum* angelegt, und diese Anlagen erreichen sogar eine ziemlich bedeutende Ausbildung, bevor sie während der Reversion rückgebildet werden. [2] Infolge dieser Rückbildung besitzt dann die Larve, wie in der Regel die Milbenlarven (mit Ausnahme der-

[1] Vgl. auch oben, S. 33 und S. 44 ff.

[2] BOURGUIGNON hat (1854, Pl. 7, Fig. 45) ein offenbar ziemlich frühes Embryonalstadium von *Sarcoptes scabiei* mit nur fünf Paaren von Extremitätenanlagen abgebildet. Wie dies schon CLAPARÈDE (1869, S. 527, Fussnote) hervorgehoben hat, ist von BOURGUIGNON die betreffende Abbildung ganz verkehrt aufgefasst worden, indem er den Vorderteil des Embryos für dessen Hinterteil gehalten hat, und demgemäss werden auch die Extremitätenanlagen durchaus irrig gedeutet. Abgesehen hiervon zeigt aber die betreffende Abbildung eine sehr grosse Ähnlichkeit mit dem von mir auf Fig. 13 abgebildeten Stadium von *Ped. graminum*. In diesem Stadium sind, wie dies aus der genannten Figur hervorgeht, die Anlagen des 4. Gangbeinpaares bei Ventralansicht nicht sichtbar, aber dennoch ziemlich gut entwickelt (vgl. Fig. 14). Vielleicht ist aus diesem Grunde das genannte Paar, obgleich vorhanden, dem BOURGUIGNON entgangen.

jenigen der Eriophyiden) nur drei Beinpaare. Eine ganz ähnliche Erscheinung war vorher von einigen anderen Milben bekannt, so von *Gamasus* (WINKLER 1888), *Ixodes* WAGNER 1892; 1893; 1894)[1], *Ornithodoros* und *Rhipicephalus* (CHRISTOPHERS 1906), *Hyalomma* (BONNET 1907), Tyroglyphinen und einigen anderen Sarcoptiden (SICHER 1891; SUPINO 1895) und *Pediculoides ventricosus* (BRUCKER 1900). Auch bei einer neuerdings (1906) beschriebenen *Tarsonemus*- Art, *T. contubernalis* E. REUT. habe ich dieselbe Tatsache konstatiert.

Schon früher war das Vorhandensein der Anlagen des 4. Gangbeinpaares bei der sechsfüssigen Larve einer Gamaside, *Halarachne halichoeri* ALLM., also in einem postembryonalen Stadium, bemerkt worden (vgl. ALLMAN 1847; KRAMER 1885). Hier sieht man nach KRAMER (l. c, p. 71) „die neugebildeten und eingekrümmten Füsse des vierten Paares durch die Haut der sechsfüssigen Larve durchschimmern“.[2] Eine ganz ähnliche Erscheinung hat WINKLER (1888, S. 350) bei *Gamasus*-Arten beobachtet. Mit Hinblick auf die oben erwähnten Befunde darf man jedoch annehmen, dass das 4. Beinpaar auch hier keine während der postembryonalen Entwicklung entstandene Neubildung darstellt, sondern schon embryonal angelegt und dann temporär rückgebildet worden war, um später vor dem Übergang der Larve zum Nymphenstadium wieder äusserlich zum Vorschein zu kommen. In ähnlicher Weise dürften wohl auch die von NALEPA (1885, S. 155) erwähnten Imaginalscheiben bei der Larve von *Trichodactylus (Carpoglyphus) anonymus* (HALL.) gedeutet werden.

Mit Rücksicht darauf, dass das 4. Gangbeinpaar bei Milbenarten, die ganz verschiedenen Familien angehören, embryonal angelegt und noch während der Embryonalperiode anscheinend rückgebildet wird, um erst beim Übergang von Larven- zum Nymphenstadium wieder hervorzutreten, liegt die Annahme nahe, dass dieser Vorgang eine unter den Milben weit verbreitete Erscheinung ist, obgleich die älteren Autoren das temporäre embryonale Auftreten der betreffenden Extremitätenanlagen zumeist übersehen haben. Auf eine solche Auffassung scheint auch der folgende Ausspruch CANESTRINI's

---

[1] Die von JOURDAIN (1901) gemachte abweichende Angabe ist schon von BRUCKER (1901) berichtigt worden.

[2] In diesem Zusammenhang möchte ich zwei merkwürdige Aussprüche von KRAMER und WAGNER über ALLMAN's soeben zitierte Arbeit besprechen. KRAMER sagt (1885, S. 71): „es findet sich aber in dieser Abbildung [ALLMAN's] ein merkwürdiges, paariges, leierförmig geschwungenes und gestreiftes Organ dargestellt, über dessen Natur ALLMAN kein Wort sagt — — —. Bei genauerer Untersuchung stellte sich, wie ich schon oben bemerkte, bald heraus, was ALLMAN abgebildet hatte, ohne es zu wissen“ (von mir gesperrt). Und WAGNER schreibt (1894, S. 229): „schon ALLMAN sah im Jahre 1847 bei *Halarachne Halichoeri* die Anlage des vierten Beinpaares, hielt sie aber nicht dafür“ (hier gesperrt). Wie die genannten beiden Autoren diese Auffassung bekommen konnten, ist mir unbegreiflich. ALLMAN sagt in seiner von ihnen zitierten Arbeit über diesen Gegenstand wörtlich folgendes (1847, S. 51): „Though but three pairs of legs are visible externally, yet the fourth or posterior pair [von mir gesperrt] which becomes developed in the adult exists in the larva in a rudimental condition. It may with some care be detected, confined as yet beneath the integument, and presenting the appearance of a pair of conical organs diverging at first as they pass backwards and then turning forwards and inwards. The muscular fasciculi may already be seen with their fibres assuming a spiral arrangement in the interior of the rudimental limb“. Auch WAGNER's Angabe, dass BRADY (1875) als der Erste die Anlagen des 4. Beinpaares unter der äusseren Hülle der sechsfüssigen Larve von *Halarachne halichoeri* erkannte, ist unrichtig. BRADY sagt in der genannten Arbeit über diesen Gegenstand kein einziges Wort.

(1890 b, S. 3) hinzudeuten: „L'embriologia, infatti, insegna che gli acari — — — possiedono dapprima quattro paia di arti e sono allora allo stato di protolarva, successivamente e cioè allo stato di deutolarva (o larva propriamente detta) ne hanno tre paia, e finalmente riacquistano le quattro paia allo stato di ninfa e di animale adulto".

Ehe die Anlagen des 4. Gangbeinpaares bei den Milbenembryonen bekannt waren, wurde auf den Umstand, dass die Larven nur drei Beinpaare besitzen, öfters grosses Gewicht gelegt. Man sah nicht selten hierin einen ausgesprochenen Gegensatz zwischen den Acariden und den übrigen Arachnoiden, und die genannte Tatsache wurde sogar, nebst anderen Merkmalen, bisweilen als Grund einer völligen Abtrennung der Acariden von den Arachnoiden benutzt (vgl. u. A. HALLER 1881 a, S. 385; vgl. hierüber auch oben, S. 44 Fussnote 2 und S. 121 Fussnote). Durch die zuerst von WINKLER (1888) bei *Gamasus crassipes* und dann von anderen Autoren bei verschiedenen Milben gemachte Entdeckung der embryonalen Anlagen auch dieses Beinpaares wurde aber jener Gegensatz geschwächt und der Grund für die soeben angedeuteten Spekulationen entkräftet. Die Reduktion dieses Beinpaares und somit das Fehlen desselben (äusserlich) bei den Milbenlarven ist, wie dies KORSCHELT & HEIDER [1] (1892, S. 632, 634) und BANKS (1904, S. 3) hervorgehoben haben, in der Tat unzweideutig eine sekundäre Erscheinung.

Betreffs der Ursache dieser jedenfalls recht auffallenden Rückbildung finden sich in der Litteratur meines Wissens keine direkten Angaben. Nur BERNARD spricht sich infolge der Beobachtung WINKLER's am *Gamasus* folgendermassen aus: „It is not easy to see the true bearing of WINKLER's observation on the origin of the Acaridae. The loss of a pair of legs is probably an adaptative modification to larval life. As far as I can see the temporary appearance of the fourth pair of legs in the embryo seems to show a tendency in the embryo to develop into the adult Araneid, as if the full number of abdominal segments were about to be developed. The sudden arrest of development, probably consequent on the exhaustion of the available supply of nutritment, leads to the reabsorption of the last pair of limbs, the power to redevelop them being only gradually regained after the larva has obtained for itself a fresh store of nourishment" (1892 a, S. 288).

BERNARD's merkwürdige Auffassung betreffs des genetischen Zusammenhanges der Acariden mit den Araneiden — nach derselben sollen jene ein fixiertes Larvenstadium der letzteren repräsentieren — kann ich hier übergehen; ich werde im letzten Abschnitt vorliegender Arbeit zu dieser Frage noch zurückkommen. Aber auch mit BERNARD's Anschauung betreffs der Ursache jener Reduktion des 4. Gangbeinpaares kann ich nicht einverstanden sein. Ich sehe nicht ein, weshalb gerade für die Acariden allein und für sie immer eine „exhaustion of the available supply of nutritment" eintreten sollte. Weil die Rückbildung schon im Embryonalleben stattfindet, müsste das angebliche Nahrungsmangel im Ei liegen. Nun haben aber die Milben in der Regel recht dotterreiche Eier; diejenigen Arten, deren Eier weniger dotterreich sind, machen

[1] Diese Rückbildung ist jedoch nicht, wie dies KORSCHELT & HEIDER vermuten, mit einer embryonalen Häutung verbunden.

ihre embryonale Entwicklung wenigstens zum Teil intrauterin durch, und die Embryonen werden dann vom Muttertier mit Nahrung versorgt. Noch unwahrscheinlicher erscheint es, dass während der Phylogenese bei den schon ausgebildeten Larven wegen des angeblichen Nahrungsmangels das 4. Beinpaar verkümmerte und diese Eigenschaft dann in der ontogenetischen Entwicklung auf die Embryonalperiode zurückverlegt worden wäre. Die Milbenlarven leben in den meisten Fällen auf denselben Stellen und unter ähnlichen Verhältnissen wie die erwachsenen Milben und sind zudem in der Regel viel kleiner als diese. Dass gerade die Larven immer an Nahrungsmangel leiden würden, ist auch mit Rücksicht auf den von Bernard selbst hervorgehobenen Umstand: „it may also be worth remarking that the more minute an animal is, the more abundant, relatively speaking, is the amount of organic matter at its disposal for purposes of nutrition" (l. c., p. 279) wenig wahrscheinlich. Und die Voraussetzung, dass (phylogenetisch) für die Larven der Nahrungsmangel die Verkümmerung des 4. Beinpaares herbeigeführt hätte, stände in schroffem Widerspruch gerade mit der Auffassung Bernard's, „the power to redevelop them being only gradually regained after the larva has obtained for itself a fresh store of nourishment". Den Verlust des 4. Beinpaares schlechthin auf eine Anpassungserscheinung zurückzuführen, ist keine erschöpfende Erklärung, wenn wir über die wahre Natur dieser angeblichen Anpassung in Ungewissheit bleiben. Übrigens ist es nicht leicht zu verstehen, weshalb allein die Larven, welche, wie soeben hervorgehoben, doch zumeist unter ähnlichen Bedingungen wie die (normalen) Nymphen und erwachsenen Milben leben, einer solchen durchgreifenden Anpassung unterzogen worden wären. Bernard's Erklärungsversuche sind in der Tat in keiner Weise überzeugend.

Die Ursache der Rückbildung des 4. Beinpaares während der Embryonalperiode, und gerade in dieser, erscheint aber durch eine ganz andere Erklärung recht verständlich. Wenigstens scheinen mir die Befunde an *Ped. graminum* ganz ungezwungen eine solche Erklärung zu geben.

Am Keimstreifen nimmt, wie schon vorher erwähnt, das die Extremitätenanlagen tragende Prosoma den bei weitem grössten Teil ein, während das Opisthosoma auf einen kleinen Bezirk an der Rückseite des Eies beschränkt ist. Von den Gliedmassenanlagen liegen diejenigen des letzten Beinpaares ursprünglich auf dem aboralen Eipol, befinden sich später, kurz vor der Reversion, sogar etwas hinter demselben, dicht an die Seiten des Opisthosoma gedrückt (vgl. Fig. 14). Durch die vor dem Umdrehungsprozess auftretende ventrale Medianrinne werden die beiden (rechte und linke) Seiten des Keimstreifens mit ihren Gliedmassenanlagen verhältnismässig nur wenig von einander entfernt und nähern sich später wieder, wodurch die hintersten Gliedmassenanlagen ein Hindernis für die Umrollung des im Verhältnis zur Länge recht breiten und plumpen Opisthosoma darbieten. Bei der Reversion wird infolge dessen auf diese Gliedmassenanlagen notwendig ein Druck ausgeübt, der um so stärker wird, je weiter der genannte Vorgang fortschreitet. Durch diesen Druck werden die Anlagen des letzten Extremitätenpaares, d. h. des 4. Gangbeinpaares, rückgebildet, bezw. in die Körperwand eingezogen. Weil das Opisthosoma dann fortwährend die ganze Embryonalzeit bis zum Ausschlüpfen der Larve, die ventral umgeknickte Lage bewahrt, ist es auch ganz natürlich, dass die Larve

äusserlich des 4. Beinpaares entbehrt. Dieses Beinpaar ist, wie schon vorher angedeutet, nicht gänzlich verschwunden, sondern persistiert bei der Larve als imaginalscheibenartiges Gebilde. Dass dann bei dem Übergang der Larve zur Nymphe — während welcher Periode zumeist auch die übrigen Extremitäten eine temporäre Reduktion erfahren, um dann wieder zur vollen Ausbildung zu gelangen — die schon vorher verkümmerten Anlagen des 4. Beinpaares definitiv hervorspriessen, erscheint recht verständlich, weil jetzt kein Hindernis mehr für ihre Entwicklung existiert. Recht bemerkenswert ist der vorher erwähnte Umstand bei den Gamasiden, dass das 4. Beinpaar unter der Larvenhaut durchschimmert; bei diesen Milben findet sich nämlich nicht, wie sonst allgemein bei den Acariden, eine eigentliche Ruheperiode, sondern nur eine einfache Häutung zwischen dem Larven- und Nymphenstadium, [1] und demgemäss kommt gerade hier schon verhältnismässig früh dieses Extremitätenpaar unter der Larvenhaut wieder zum Vorschein.

Die Rückbildung des 4. Beinpaares erfolgt nun bei *Ped. graminum* auf die soeben geschilderte Weise, und es dürfte kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie auch in anderen Fällen auf dieselbe Ursache zurückzuführen, also in Zusammenhang mit den während der Reversion stattfindenden Vorgängen zu bringen ist. [2]

Nun findet aber auch bei den Spinnenembryonen eine ebenso ausgesprochene Reversion statt und doch führt dieselbe hier nicht zur Unterdrückung des letzten Extremitätenpaares. Wie lässt sich dieser anscheidende Widerspruch erklären? Ein Blick auf die betreffenden Verhältnisse bei den Araneen gibt uns hierüber Auskunft. Am Keimstreifen der Spinnenembryonen ist das Opisthosoma bedeutend länger und schlanker als bei den Acariden. Die ventrale Medianrinne ist hier nicht nur auf das Prosoma beschränkt, sondern durch dieselbe wird auch der opisthosomale Bezirk bis auf den terminalen Schwanzlappen in zwei spiegelkongruente Hälften zerspalten. Die genannte Furche hat wegen der sehr reichlichen, an der Ventralseite vorgedrängten Dotterquantität, wie dies PAPPENHEIM (1903, S. 125) für *Dolomedes fimbriatus* schildert, „dabei gleichzeitig in ihrem ganzen Verlaufe ausserordentlich an Breite zugenommen. Die vorher noch einander dicht genäherten, symmetrischen Hälften des Keimstreifens klaffen jetzt weit aus einander, b e s o n d e r s i n d e r G e g e n d d e r h i n t e r e n G a n g b e i n e". [3] Hierdurch bekommt der Keimstreifen die bei den Spinnenembryonen bekannte Gestalt eines über den grössten Teil der kugeligen Eioberfläche ausgedehnten sphärischen Vierecks, „eine Lagerung, die den Vorgang der Umrollung allmählich anbahnt". (PAPPEN-

[1] „Selbst in der Häutung begriffene Larven bewegen sich ziemlich rasch" (WINKLER 1888, S. 350).

[2] Nach BRUCKER (1900) steht bei *Pediculoides ventricosus* die Entstehung des sechsfüssigen Stadiums ebenfalls in gewisser Beziehung zu der Reversionserscheinung. Bei dieser Milbe scheint jedoch das letzte Beinpaar, obwohl reduziert, nicht in demselben Masse wie bei *Ped. graminum* und anderen Milben rückgebildet zu werden. Das sechsfüssige Stadium ist hier überhaupt weniger ausgeprägt und tritt mehr vorübergehend auf. Dieses abweichende Verhalten dürfte auf die eigenartige Entwicklung vorliegender Art zurückzuführen sein. Dieselbe besitzt nämlich kein freilebendes Larvenstadium, sondern die ganze Entwicklung bis zum Prosoponstadium verläuft bei beiden Geschlechtern intrauterin und zudem in überaus raschem Tempo, weshalb auch, wie dies BRUCKER hervorhebt, die Intervalle zwischen den verschiedenen Entwicklungsstadien verwischt werden.

[3] Von mir gesperrt.

HEIM, l. c.). Gerade wegen dieser Lagerung kann während der dann stattfindenden Umrollung, bei welcher übrigens zunächst nur der verhältnismässig sehr kleine Schwanzlappen ventral umgeknickt wird, das letzte Beinpaar in keiner Weise beeinflusst werden. Später wird zwar das ganze Opisthosoma ventral gegen das Prosoma taschenmesserförmig umgeklappt, aber die Einschnürung hinter dem letzten Beinpaar, welche den bekannten „Stiel" des Opisthosoma (Abdomens) vorbereitet bildet jetzt so zu sagen eine Barriere, die eine Einflussnahme der Reversion auf das 4. Gangbeinpaar verhindert.

Durch die soeben hervorgehobenen Unterschiede in dem Reversionsvorgang [1] erhält nun meines Erachtens die Tatsache, dass die Umrollung in dem einen Falle (Acariden) zur Reduktion des 4. Gangbeinpaares führt, während in dem anderen (Araneen) das genannte Beinpaar von diesem Prozess garnicht beeinflusst wird, eine sehr einfache Erklärung, was noch mehr den Wahrheitsgehalt der hier vertretenen Auffassung betreffs der Ursache dieser Rückbildungserscheinung zu erhöhen scheint. Die erwähnten Unterschiede der Reversion stehen mutmasslich in Zusammenhang einerseits mit der überaus reichlichen Quantität von Nahrungsdotter bei den Araneen, andererseits mit der starken Konzentration und Kompression des Acaridenkörpers.

Aus dem oben Gesagten dürfte also zur Genüge hervorgehen, dass die Rückbildung des 4. Gangbeinpaares bei den Milben, bezw. das Vorkommen eines sechsfüssigen Larvenstadiums, [2] gar keinen prinzipiellen Gegensatz zwischen den Acariden und den Araneiden oder den übrigen Arachnoiden bedeutet, sondern dass es sich hier lediglich um eine ganz untergeordnete sekundäre Erscheinung, um eine durch die Reversion und zwar in letzter Instanz durch den gedrungenen Körperbau der Acariden bedingte, auf rein mechanische Ursachen zurückzuführende, temporäre Hemmung des letzten Extremitätenpaares handelt. [3] Jeder Versuch, das sechsfüssige Jugendstadium der Milben als Grund einer Abtrennung der Acariden von den übrigen Arachnoiden gelten zu lassen, ist demnach durchaus verfehlt, und jede Spekulation, welche dem Fehlen des letzten Beinpaares bei den Milbenlarven eine phylogenetische Bedeutung zuerkennen will, entbehrt einer tatsächlichen Grundlage. Die Acariden erweisen sich im Gegenteil, wie schon vorher hervorgehoben, auch hinsichtlich der späteren embryonalen Vorgänge als echte Arachnoiden.

---

[1] Die Ursache der Reversion ist (für die Spinnen) von einigen Autoren (CLAPARÈDE 1862, BARROIS 1878, BALFOUR 1880 a, LOCY 1886 und KISHINOUYE 1890) besprochen und verschieden beurteilt worden. Abgesehen von den soeben erwähnten Verschiedenheiten zwischen den Acariden und Araneen scheint mir die von LOCY vertretene Auffassung, wonach die Umrollung nicht nur durch eine von der horizontal stattfindenden Vermehrung der dorsal gelegenen Ektodermzellen bedingte Ausdehnung der dorsalen, d. h. der zwischen dem Kopflappen und dem Schwanzlappen befindlichen Region, welche, wie dies BALFOUR (l. c., p. 13) so treffend bemerkt, vor der Reversion „is practically non-existent", sondern zugleich durch eine Verkürzung des Embryokörpers zu stande kommt, dem tatsächlichen Vorgang auch bei *Pediculopsis graminum* zu entsprechen.

[2] Das Auftreten eines sechsfüssigen Larvenstadiums bei den Acariden ist nach BALFOUR (1880 b, S. 249) ein Umstand, für welchen sich „ein plausibler Grund nicht leicht anführen lässt". Ich glaube jedoch, dass wir in den soeben hervorgehobenen Verhältnissen einen solchen Grund finden können.

[3] Vgl. auch unten, S. 135.

Bisher sind die embryonalen Anlagen des 4. Gangbeinpaares, obgleich in verschiedenen Milbenfamilien, so doch nicht in besonders zahlreichen Fällen beobachtet worden. Dies dürfte wohl zum grossen Teil auf Übersehen durch frühere Autoren beruhen; betreffs gewisser Arten ist dies tatsächlich der Fall gewesen. Wenn es aber dennoch Milbenembryonen gäbe, bei denen die betreffenden Anlagen in keiner Periode des Embryonallebens, auch nicht vorübergehend, äusserlich sichtbar wären, so wäre ein solches eventuelles Verhalten vielleicht dahin zu beurteilen, dass eine embryonale Hemmung des genannten Extremitätenpaares sich in dem Masse geltend machen würde, dass diese Anlagen nur als in der allgemeinen Körperwand versteckte Wülste aufträten, etwa wie dies mit den opisthosomalen Extremitätenanlagen bei dem Embryo von *Telyphonus caudatus* der Fall ist (vgl. oben, S. 64). Andererseits lässt sich auch der Fall denken, dass die embryonale Unterdrückung des letzten Beinpaares so weit gegangen sei, dass dasselbe überhaupt nicht mehr, weder in dem Larven- noch in irgend welchem späteren postembryonalen Stadium, zur Ausbildung gelangte. In der Tat ist dies der Fall z. B. mit *Podapolipus* und mutmasslich auch mit *Phytoptipalpus* (vgl. oben, S. 86 f.). Bei den Eriophyiden sind bekanntlich die beiden letzten Beinpaare verschwunden.

B. Der weitere Entwicklungsverlauf von Ped. graminum.

5. Mit freilebendem Larvenstadium.

Wenden wir uns wieder der ontogenetischen Entwicklung von *Ped. graminum* zu. Wir sahen (vgl. oben, S. 124) den Embryo schon so weit vorgeschritten (Fig. 21), dass an ihm die Gestalt der künftigen Larve deutlich zu erkennen war. Etwa von dem auf dieser Figur abgebildeten Stadium ab kann nun die weitere Entwicklung auf zwei verschiedene Weisen sich vollziehen, je nachdem ein freilebendes Larvenstadium auftritt oder nicht.

Wir wollen zunächst den erstgenannten Fall besprechen. Der Embryo nähert sich allmählich mehr der definitiven Larvenform (Fig. 22). Das Hysterosoma ist noch markanter vom Proterosoma abgesetzt, und die drei Beinpaare haben beinahe ihre definitive Gestalt erreicht, weisen aber noch keine deutliche Gliederung auf. Die Figg. 23 und 24 zeigen ein noch etwas späteres Stadium. [1] Das Opisthosoma erweist sich hier als noch stärker verlängert, wir erkennen jetzt (Fig. 23) seine Abgliederung vom Prosoma und dahinter noch eine weitere Segmentfurche; am Prosoma ist hinter der Mitte eine Einkerbung bemerkbar, welche der Grenze zwischen dem 1. und 2. hysterosomalen Segmente (denen des 3. und 4. Gangbeinpaares) entspricht. [2] Auch die drei Beinpaare

[1] Die drei zuletzt genannten Figuren stellen einen ♂-Embryo dar, was die geringe Grösse desselben, wie auch die des ganzen Eies erklärt. Die „männlichen" Eier sind nämlich stets kleiner als die weiblichen (vgl. E. REUTER 1907 a, S. 20).

[2] Diese Segmentgrenzen finden sich sämtlich bei der ausgeschlüpften Larve wieder (vgl. Fig. 28, ♂-Larve).

sind jetzt deutlich gegliedert. In diesem Stadium ist die Larve schon beinahe fertig gebildet; sie nimmt im Ei eine sehr stark ventral gekrümmte Lage ein, das Gnathosoma, das zugespitze Ende des Opisthosoma und die drei Beinpaare scheinen bei Ventralansicht sämtlich etwa gegen die Körpermitte hin zu konvergieren (Fig. 24). Die fertige Larve sprengt dann die Eihaut, verlässt das Leib des Muttertieres und beginnt ein selbständiges, freies Leben. In einer früheren Arbeit (1900 a) habe ich erwähnt, dass das junge Tier durch Bersten der Haut des angeschwollenen Muttertieres zur Aussenwelt gelangt. Dies ist wenigstens in den meisten Fällen zutreffend; vielleicht werden jedoch mitunter einige Individuen normalerweise geboren. Dagegen werden Eier niemals normal abgelegt. [1]

Die äussere Gestaltung und die wichtigsten inneren Organe der Larve, sowie die schon hier deutlich bemerkbare Geschlechtsdifferenz habe ich vorher beschrieben, so dass ich diese Verhältnisse jetzt übergeben kann.

Die Larve nimmt nun von demselben morschen Halme, wo sich das Muttertier befestigt hatte, einige Zeit Nahrung an sich. Schon nach wenigen Tagen beginnen aber die für die Häutungsprozesse vieler Milben so charakteristischen inneren, mit einer teilweisen Histolyse verbundenen Vorgänge sich abzuspielen. Die Larve wird zunächst unbeweglich, ihre Chitinhaut erscheint überall wie aufgebläht, die Hüllen des Gnathosoma und der Beine werden starr herausgestreckt (Fig. 29). Der Körper zieht sich überall von der Chitinhülle zurück. Im Gnathosoma und in den Beinen werden zuerst die distalen Teile von der Chitinhaut losgelöst, die betreffenden Extremitäten werden dann allmählich von ihren Hüllen gänzlich zurückgezogen, an die Körperwand gepresst und dann bis auf äusserlich nicht mehr sichtbare Gebilde rückgebildet. Hierdurch entsteht ein unbewegliches, anscheinend apodes Stadium, das man bei anderen Milben vielfach mit dem Puppenstadium der holometabolen Insekten verglichen hat. Nachdem der Körper diese Gestalt angenommen hat, wird derselbe von einer zarten, strukturlosen, sackförmigen Membran umgegeben, die augenscheinlich von den Hypodermiszellen der Körperwand ausgeschieden wird (Fig. 30). Diese Membran stellt die sogenannte Zwischenhaut oder das Apoderma der Autoren dar. Bald weicht aber der Körper auch von dieser Membran zurück, wonach die unten bei der Besprechung der intrauterinen Entwicklung beschriebenen inneren Vorgänge auftreten. Erst später werden die Körperkonturen innerhalb jener Membran allmählich bestimmter und fester, und von den oben erwähnten verkümmerten Gebilden spriessen die Extremitäten wieder hervor, wobei nun auch das in der Embryonalperiode unterdrückte 4. Gangbeinpaar zur definitiven Ausbildung gelangt. Sämtliche Beinpaare liegen jetzt nach hinten gerichtet.

[1] Hodgkiss sagt (1908, S. 109) „In only one instance has a female been seen to deposit an egg and in that case the abdomen finally broke and liberated the adults". Ich habe einmal ganz dieselbe Beobachtung wie Hodgkiss gemacht. Es handelte sich aber hier um ein trächtiges Weibchen, das wegen der Trockenheit etwas geschrumpft war; infolge dessen wurden drei (in der Eihülle eingeschlossene) Embryonen durch die Genitalöffnung herausgepresst. Später barst das Opisthosoma des Muttertieres. Es war hier und sicher auch in dem von Hodkgiss beobachteten Fälle — in den von ihm (Pl. VI, Figg. 1, 5) abgebildeten Eiern befanden sich die jungen Tiere mit Hinblick auf die langgestreckte Eiform offenbar schon im Nymphenstadium — keineswegs die Frage von einer normalen Eiablage, sondern von einem abnormen Verhältnis.

Von der Histolyse wird hauptsächlich nur die Muskulatur, dagegen weder das Ekretionsorgan, noch das Nervensystem oder die Anlagen der Keimdrüsen, und auch die Verdauungsorgane nicht in merkbarem Grade betroffen.

In den beiden Geschlechtern gestalten sich die Verhältnisse nun insofern verschieden, als die weiblichen Individuen jetzt nur das Nymphenstadium, die männlichen dagegen schon das Prosoponstadium erreichen, und zudem treten die Geschlechtsdifferenzen noch schärfer hervor.

Im weiblichen Geschlecht kommt das Gnathosoma mit den Mundteilen wieder zu voller Ausbildung. Die Pseudostigmalorgane und das Tracheensystem werden angelegt, [1] an den übrigen inneren Organen lassen sich die schon vorher für die Nymphe beschriebenen Verhältnisse erkennen.

Beim Männchen werden im Gegensatz zu der progressiven Entwicklung des Weibchens mehrere regressive Erscheiuungen bemerkbar. So stellt das Gnathosoma ein ganz verkümmertes knopfartiges Gebilde dar, die Mundteile und der Oesophagus werden rückgebildet, keine Tracheen kommen zur Ausbildung. Nur das Geschlechtsorgan erfährt eine mächtige Entwicklung, wodurch, wie schon vorher erwähnt, der Mitteldarm nach vorn verdrängt wird.

In beiden Geschlechtem sind inzwischen der Körper und die Extremitäten von einer neuen Chitinhaut umgegeben worden, an der die für die Nymphe (♀), bezw. für das ♂-Prosopon beschriebene Gliederung hervortritt. Das Tier sprengt die beiden umgebenden Hüllen, das innere, sogenannte Apoderma und die äussere, alte Larvenhaut, und tritt wieder in aktives Leben ein.

6. Mit intrauterinem Larvenstadium.

In dem Falle, wo ein frei bewegliches Larvenstadium nicht auftritt, sondern die Entwicklung sich fortwährend intrauterin vollzieht, gestaltet sich diese folgendermassen.

Gehen wir wieder von dem auf der Fig. 21 abgebildeten Stadium aus. Anstatt sich noch mehr zu verlängern, wie dies in dem vorher besprochenen Falle (mit freilebendem Larvenstadium) geschah, werden die drei Beinpaarenanlagen zunächst bis auf kleine, etwas nach innen gebogene, breit kegelförmige Stummel reduziert; auch der Bezirk der Mundteile wird stumpf abgeflacht (Fig. 31). Jetzt umgibt sich der Embryo mit einer Chitinhaut; das Gnathosoma wird von einem Chitinkapsel umhüllt, an dem die Mundteile in ganz verkümmertem Zustand angedeutet werden, und die Chitinhülle der konischen Beinstummel weist bei starker Vergrösserung eine ziemlich deutliche Ringelung auf (Fig. 34), wodurch sich, der vom Körper ausgehende Basalteil ungerechnet, eine Gliederung dieser Stummel in fünf Ringe ergibt, die gegen das klauenförmige

[1] So wünschenswert es auch sein mag, habe ich die Entstehung des Tracheensystems nicht verfolgen können. Unsere Milbe stellt wegen ihrer geringen Grösse für eine derartige Untersuchung kein günstiges Objekt dar.

Endglied hin sukzessive an Grösse abnehmen. Diese Ringe entsprechen offenbar den Beingliedern der freilebenden Larve. Das soeben beschriebene Stadium repräsentiert auch tatsächlich das Larvenstadium, welches hier infolge der intrauterinen Entwicklung in rudimentären Zustand auftritt, und die genannte Chitinhaut stellt die Larvenhaut dar.

Nach einiger Zeit weicht der Körper von dieser Larvenhaut zurück, ähnlich wie wir dies bei der freilebenden Larve, wenn ihr Übergang zur Nymphe eingeleitet wurde, soeben bemerkt haben. Die Fussstummel werden auch jetzt von ihren Chitinhüllen zurückgezogen und abgeflacht, auch die Erhabenheit der Mundteile wird ausgeglichen (Fig. 32). Gleichzeitig erfährt der ganze Körper, vor allem aber der hysterosomale Teil, eine Streckung, die namentlich an weiblichen Individuen, mit denen wir uns aus Zweckmässigkeitsgründen zunächst allein beschäftigen sollen, sehr gut bemerkbar ist. Diese Streckung wird hauptsächlich davon bedingt, dass das Opisthosoma, welches vorher taschenmesserförmig gegen die Bauchfläche des Körpers eingeknickt lag, sich auszustrecken beginnt; man vergleiche die Fig. 32, welche eine länglicher ovale Gestalt zeigt, und an der sich das von der Larvenhaut zurückgezogene Opisthosoma ventral bei × mehr nur eine verhältnismässig schwache Einkerbung und dann caudalwärts eine etwas bauchige Form aufweist. Fig. 33 zeigt dasselbe Stadium bei Dorsalansicht.

Sobald das Opisthosoma von der ventral eingeknickten in die soeben beschriebene ausgestreckte Lage übergangen ist, wird von ihm auf die Ventralfläche des hintersten prosomalen Teils, wo die rückgebildeten Anlagen des 4. Gangbeinpaares in die Körperwand eingezogen liegen, kein Druck mehr ausgeübt. Es ist nun sehr bemerkenswert, dass gerade jetzt diese Extremitätenanlagen sofort wieder zum Vorschein kommen (Figg. 32, 33), ganz als ob sie von einer Fessel befreit worden seien. Dass hier keine Zufälligkeit vorliegt, geht zur Genüge daraus hervor, dass ich diese Erscheinung, und zwar genau in demselben Entwicklungsstadium, an mehren Dutzenden von Individuen beobachtet habe. Diese Tatsache nun scheint mir sehr zu Gunsten der von mir vorher dargelegten Auffassung zu sprechen, dass die Rückbildung des betreffenden Extremitätenpaares auf einen bei der Reversion eingetretenen mechanischen Druck zurückzuführen ist, weil hierdurch auch das Wiederauftreten des genannten Beinpaares, sogleich nachdem der Druck durch jene Streckung des Opisthosoma aufgehoben worden ist, ungezwungen erklärlich wird. [1]

---

[1] Aus der Entwicklungsgeschichte unserer Milbe geht zu voller Evidenz hervor, dass es der Reihenfolge nach das 4. Gangbeinpaar ist, welches der Larve fehlt und bei der Nymphe zum Vorschein kommt. Das bei der Nymphe „neu hinzugekommene“ Beinpaar ist in der Tat, soweit bekannt, in der Regel eben das l e t z t e. Man vergleiche hierüber die Angaben einer ganzen Reihe von Autoren, wie DUGÈS (1834 c, S. 41). EICHSTEDT (1846), ALLMAN (1847, S. 51), BOURGUIGNON (1854, S. 144), GUDDEN (1855), FÜRSTENBERG (1861, S. 198), PAGENSTECHER (1861 a, S. 19), FUMOUZE & ROBIN (1867, S. 585; 1868, S. 66 Fussnote 2), ABENDROTH (1868, S. 49), KRAMER (1876 a. S. 30; 1880, S. 107, 108; 1885, S. 71), ROBIN & MÉGNIN (1877, S. 233), HENKING (1882, S. 633, 639, 657), NALEPA (1885), WINKLER (1886, S. 114; 1888, S. 350), LOHMANN (1888, S. 122), SICHER (1888, S. 348; 1891), CANESTRINI (1890 a, S. 480), BERNARD (1892 a, S. 288), KORSCHELT & HEIDER (1892, S. 629), MARX (1892, S. 279), CURTICE (1892), WAGNER (1892; 1893; 1894, S. 229), MICHAEL (1894 a, S. 33; 1901, S 132), JENSEN (1895, S. 77), MÉGNIN (1895, S. 161, 216, 271), SUPINO (1895), TROUESSART (1895 b), BERLESE (1897, S. 17, 65), BRUCKER (1900), TRÄGÂRDH (1900, S. 14), v. HANSTEIN (1901, S. 87), SALMON & STILES (1901,

Nach einiger Zeit werden nun die Mundteile und sämtliche Beinpaare, auch die kurz vorher wieder hervorgetretenen Anlagen des 4. Paares, zu äusserlich unsichtbaren, in den Körper eingezogenen Gebilden rückgebildet. Der Körper hat inzwischen, namentlich am Hinterende, noch eine weitere Streckung erfahren und zeigt, wie vorher bei der Umwandlung der freilebenden Larve in Nymphe, eine oberflächlich ziemlich ebene, gestreckt ovale Gestalt. Die Chitinhüllen des larvalen Gnathosoma und der drei larvalen Beinstummelpaare (an der Figur blau gefärbt) ragen nun als leere, kurze, breit konische Zapfen aus der Larvenhaut hervor (Fig. 36).[1] Jetzt wird der Körper von einer neuen Chitinhaut umgegeben (violett gefärbt), an der mitunter die Grenzfurche zwischen dem Proterosoma und Hysterosoma, obgleich immer weniger markant als bei der Larve, zu erkennen ist. Erst nachdem diese Chitinhaut, die vorher erwähnte Zwischenhaut (Apoderma) der Autoren, gebildet worden ist, treten die eigentlichen histolytischen Prozesse auf, die durch das Auftreten der als „Hämamöben" bekannten Zellen eingeleitet werden.

Die Bedeutung dieser Zellen ist von den Autoren verschieden beurteilt worden. Ich werde auf diese Frage später noch zurückkommen und erwähne jetzt nur, dass HENKING (1882) geneigt ist, ihnen die Rolle, das Apoderma abzusondern, zuzuerkennen. Eine solche Auffassung steht aber im Widerspruch mit den Beobachtungen anderer Autoren und ist namentlich von WAGNER (1894, S. 225) und TRÄGÅRDH (1904, S. 93—94) aus guten Gründen zurückgewiesen worden. HENKING hat die Bildung des Apoderma nicht direkt beobachtet; als Belege dafür, dass diese Chitinhülle „ihren Ursprung scheinbar von den vacuolisirten Zellen [Hämamöben, CLAPARÈDE 1869] nimmt", führt er nur folgende Gründe an: „denn sie entsteht weitab von der neuen Körperoberfläche, zwischen ihr und

S. 399), OUDEMANS (1902 b, S. 299), BANKS (1904). Andererseits finden sich jedoch einige abweichende Angaben. So glaubt DE GEER (1778, S. 88), dass bei *Glycyphagus domesticus* (DE GEER) das 3. Gangbeinpaar bei der Nymphe nachgebildet wird, eine Angabe, die jedoch von FUMOUZE & ROBIN (1868, S. 66) korrigiert worden ist. Nach NICOLET (1854, S. 393) soll bei den Oribatiden das 2. Gangbeinpaar bei der Nymphe „neu hinzukommen". Diese Angabe NICOLET's wird von ABENDROTH (1868, S. 49) und OUDEMANS (1885, S. 40) wiedergegeben. Der letztgenannte Autor will hierin das „Einschalten neuer Segmentanhänge" erblicken; er spricht sogar von der „Thatsache, dass zwischen schon existirenden Segmenten ein neues Segment zum Vorschein kommt" (l. c.) und sieht u. a. hierin einen wesentlichen Grund für die Trennung der Milben von den übrigen Arachnoiden. NICOLET's Angabe dürfte indessen, wie viele andere desselben Autors, durchaus irrig sein. Wenigstens hat MICHAEL, der unverleugbar der beste Kenner der Oribatidenentwicklung ist, NICOLET's Angabe garnicht bestätigt; vielmehr sagt er (1901, S. 132) ausdrücklich, dass es „as far is known, is the rule in all Acarina", dass es das 4. Gangbeinpaar ist, welches der Larve fehlt. GACHET (1832) und FLACH (1864) sprechen ohne nähere Begründung die Vermutung aus, dass bei *Tetranychus* das 3. Beinpaar sich zuletzt entwickeln würde; dies wird aber neuerdings von v. HANSTEIN (1901) in Abrede gestellt. Nach KRAMER (1876 a, S. 31) soll bei den Hydrachniden und zwar speziell bei der Gattung *Nesaea* KOCH eins der beiden ersten Fusspaare sich nachbilden; diese Angabe stützt sich jedoch nicht auf direkte Beobachtung und ist nicht von anderen Forschern bestätigt worden. BANKS sagt (1904, S. 88) betreffs der *Analginae*, dass „it has been claimed that it is the third pair of legs that is added when the larva transforms to the nymph". Von mehreren Autoren, wie ROBIN & MÉGNIN (1877, S. 233), SICHER (1888, S. 348; 1891) und SUPINO (1895) wird aber mehr oder weniger ausdrücklich hervorgehoben, dass es das 4. Gangbeinpaar ist, welches hier beim Übergang zur Nymphe zum Vorschein kommt. Wir dürften demnach zu dem Schlusse berechtigt sein, dass das den Milbenlarven fehlende Beinpaar wohl stets das letzte (4.) ist, was mit meiner soeben gegebenen Erklärung betreffs der Ursache des Fehlens dieses Beinpaares bei den Larven gut im Einklang steht.

[1] Gerade an diesen leeren Chitinhüllen ist die vorher erwähnte Gliederung, bezw. Ringelung der Beinstummel bei starker Vergrösserung recht deutlich bemerkbar.

der letzteren liegen in mehreren Lagen jene Zellen, nach aussen aber stösst sie direkt an das alte Chitinkleid" (1882, S. 639—640). Man muss wohl mit WAGNER (l. c.) annehmen, dass HENKING betreffs des genauen Zeitpunkts, in dem das Apoderma gebildet wird, sich geirrt hat, und dass dasselbe tatsächlich schon früher, als von ihm bemerkt, zur Ausbildung gekommen war. Nach meinen Befunden an *Ped. graminum* zu urteilen, ist diese Annahme WAGNER's sehr wahrscheinlich, denn man ist wohl zu dem Schlusse berechtigt, dass die Entstehung des Apoderma in beiden Fällen im wesentlichen auf dieselbe Weise erfolgt, um so eher als die Beobachtungen auch anderer Autoren, wie schon angedeutet, gegen die Auffassung HENKING's sprechen.

Bei *Ped. graminum* wird der (oval und anscheinend fusslos gewordene) Körper zuerst unmittelbar von der genannten Chitinhülle umgegeben, und es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese auf ganz ähnliche Weise, wie sonst die Chitinhaut der verschiedenen postembryonalen Stadien, von den Hypodermiszellen ausgeschieden wird. Schon mit Rücksicht hierauf liegt die Annahme nahe, diese Haut mit der Chitinhaut eines gewissen Entwicklungsstadiums zu homologisieren, zumal an ihr oft auch die das Proterosoma vom Hysterosoma trennende Grenzlinie auftritt. Ich möchte schon hier antizipieren, dass wir auf Grund einer ganzen Reihe von Erwägungen, die ich später eingehender erörtern werde, in der Tat zu dem Schlusse kommen müssen, dass die nämliche Haut der Chitinhaut eines unterdrückten Nymphenstadiums entspricht.

Nach der Entstehung dieser Haut treten bald die vorher erwähnten sog. „Hämamöben", bezw. „vacuolisierten Zellen" auf und die histolytischen Vorgänge beginnen sich nun ziemlich rasch abzuspielen. Der Milbenkörper wird, hauptsächlich auf der Bauchseite, von einer Flüssigkeit umgegeben, in der die genannten Zellen flottieren. Die Nymphenhaut (Apoderma) wird von der Flüssigkeit zunächst etwas ausgedehnt und so von dem Körper entfernt, dessen Konturen allmählich verwischt werden (Fig. 37). Gerade dieser Zustand dürfte dem von HENKING beschriebenen entsprechen. Die Anzahl der in der Flüssigkeit flottierenden Zellen wird dann vermindert, der Körper nimmt wieder eine bestimmter konturierte Gestalt an, die temporär rückgebildeten Anlagen des Gnathosoma und der vier Beinpaare werden zunächst als ganz flache Wülste sichtbar (Fig. 38)[1]. Die weitere Entwicklung geschieht nun ganz auf dieselbe Weise, wie sie vorher für den Fall mit freilebender Larve beschrieben worden ist. Die verschiedenen Körperteile erhalten allmählich eine normale, obwohl zunächst etwas plumpe Gestalt, und das Tier umgibt sich wieder mit einer neuen Chitinhaut (in der Figur schwarz gezeichnet), derjenigen des zunächst folgenden, freilebenden Stadiums (Fig. 39). Dann erfährt der Körper noch eine bedeutende Streckung und bekommt die definitive, schlanke Gestalt der fertigen Nymphe (Figg. 41, 42). Diese Streckung hat zur Folge, dass sämtliche Hüllen eine ziemlich langgestreckte und verhält-

[1] Diese Figur ist nach einem Exemplar gezeichnet, das von mir schon recht früh in Wasser gebracht vorden war und mutmasslich deshalb wegen schlechter Ernährung eine merklich geringere Grösse als die normalen Individuen erreicht hat; man vgl. den geringen Umfang des Apoderma und noch mehr des innerhalb desselben befindlichen Tieres selbst.

nismässig schmale Form erhalten haben[1]. An der rudimentären Larvenhaut sind fortwährend die konischen Chitinhüllen für das Gnathosoma und die drei ersten Beinpaare deutlich bemerkbar, dagegen lässt sich die ventrale Falte des vorher im Larvenstadium umgeknickten Opisthosoma zumeist nicht mehr erkennen, vermutlich weil sie gerade infolge der Streckung ausgeglichen worden ist. Hinten innerhalb des Apoderma liegen zahlreiche kleine Körnchen, welche während der Histolyse entleerte Exkretprodukte darstellen (Fig. 41).

Das auf den Figg. 41 und 42 abgebildete Stadium stellt nun die zum Ausschlüpfen bereite Nymphe dar, die in der ontogenetischen Entwicklung vorliegender Art, und zwar zudem nur im weiblichen Geschlecht, das einzige freilebende Nymphenstadium repräsentiert. Das Tier liegt jetzt im mütterlichen Uterus, ausser von seiner eigenen chitinisierten Körperhaut noch von drei verschiedenen Hüllen umgegeben; zu innerst von dem sackförmigen Apoderma (der rudimentären Nymphenhaut, violette Farbe), dann von der mit den konischen Extremitätenscheiden versehenen rudimentären Larvenhaut (blaue Farbe) und zu äusserst von der Eihaut (schwarze Farbe). Noch im Uterus befreit es sich von allen diesen Hüllen. An herauspräparierten Individuen habe ich mehrmals unter dem Mikroskop die Art und Weise direkt beobachtet, auf welche das Sprengen der genannten Hüllen geschieht.

Innerhalb der Hüllen nimmt im Ruhezustand das Proterosoma eine etwas vorwärts gebogene Lage ein und das Gnathosoma ist sogar ventralwärts umgeknickt. Bei seinen Bemühungen, die Hüllen zu sprengen, streckt sich das Tier an seiner ganzen Länge aus und führt das Gnathosoma so weit, wie nur möglich, rückwärts. Hierdurch wird auch das Körperhinterende fest an die angrenzende Hüllenpartie gedrückt und so dort ein Stützpunkt gewonnen; auch durch Ausspreizen der Beine bis zur Berührung an der innersten Hülle sucht das Tier seine Lage zu fixieren. Dann wird das Gnathosoma durch eine zuckende Bewegung wieder rasch nach vorn geführt, wobei die spitzen Enden der sichelförmigen Cheliceren an die innere Hüllenwand gepresst werden. Weil aber die Cheliceren gerade an der Spitze etwas abwärts gebogen sind und die glatte, biegsame Hülle keine geeigneten Angriffsfläche bietet, wird der Sprengungsversuch vielfach misslingen, weshalb dieselben Bewegungen mehrmals wiederholt werden. Ich habe unter dem Mikroskop an demselben Individuum mehr als fünfzig solche vergebliche Versuche beobachtet. Öfters entstehen infolge der wiederholten Anstrengungen kleine Falten an der Wand des Apoderma. Dank dieses Umstandes und weil das Tier nach einiger Übung noch kräftigerer Bewegungen fähig ist, gelingt es ihm schliesslich, die Hülle mit den Chelicerenspitzen durchzubohren und unmittelbar darauf einer Strecke entlang aufzuschneiden. Ich habe gerade dieses Moment an einigen Individuen bemerkt. Nachdem auf diese Weise sämtliche drei Hüllen am Vorderpol gesprengt worden sind, kriecht die Nymphe binnen ein paar Minuten von denselben heraus, befindet sich aber in normalen Fällen noch im Uterus des Muttertieres eingeschlossen.

[1] Man vgl. diese Form mit der ursprünglich breitovalen des Eies und der früheren embryonalen Stadien (Figg. 11—21, 31).

Ehe wir das weitere Schicksal dieser weiblichen Nymphe folgen, wollen wir die späteren Phasen der intrauterinen Entwicklung des Männchens kurz besprechen. Bis zur Absonderung des Apoderma (der rudimentären Nymphenhaut) verläuft die Entwicklung auf die oben geschilderte Weise, abgesehen davon, dass hier bei weitem nicht eine so bedeutende Streckung des Körpers wie im weiblichen Geschlecht stattfindet. Wenn aber nach der Apodermabildung jene histolytichen Prozesse eingetreten sind, wird das bei dem Weibchen auftretende Nymphenstadium übersprungen, so dass es nicht zur Ausscheidung einer diesem Stadium entsprechenden Chitinhaut kommt, sondern die Entwicklung setzt sich so zu sagen in einem Zuge bis zum Erreichen des Prosoponstadiums fort. Die vier Beinpaare kommen auch hier von ihrem rückgebildeten Zustand wieder zu voller Ausbildung; das letzte Paar zeichnet sich vor den drei vorderen durch kräftigere, am Ende mit einer starken Klaue bewaffnete Gestalt aus. Das Gnathosoma kommt aber jetzt in dem vorher beschriebenen, verkümmerten, knopfförmigen Zustand zum Vorschein. Auch im männlichen Geschlecht liegt mithin das Tier im mütterlichen Uterus von denselben drei Hüllen umgegeben, wie die weiblichen Individuen (Fig. 40). Ein Unterschied besteht nur insofern, dass das weibliche Tier eine Nymphe, das männliche ein Prosopon darstellt.

Wegen der Rückbildung seiner Mundteile kann das Männchen nicht auf dieselbe Weise wie das Weibchen sich von den umgebenden Hüllen befreien. Ihre Sprengung geschieht hier demzufolge ganz anders und zwar am entgegengesetzten, hinteren Pole dadurch, dass das Tier mit der soeben erwähnten starken, endständigen Klaue des 4. Beinpaares die Hüllen zerreisst. Auch diesen Vorgang habe ich verschiedene Male direkt unter dem Mikroskop beobachtet, wie auch dass das männliche Prosopon dann rückwärts durch die so entstandenen Öffnungen aus den drei Hüllen herauskroch, was mitunter gewisse Schwierigkeiten zu bieten schien und nicht selten 12—15 Minuten im Anspruch nahm [1].

Die nun von ihren resp. Hüllen befreiten jungen Milben werden zunächst nicht jede sofort in die Aussenwelt geboren, obwohl dies namentlich bei nur mässig stark angeschwollenen und relativ wenige Embryonen enthaltenden Muttertieren mitunter der Fall ist, sondern weilen öfters noch eine ziemlich lange Zeit im Uterus eingeschlossen. Inzwischen erreichen immer mehr Individuen das Nymphen- (♀) bezw. das Prosoponstadium (♂); die ältesten Individuen befinden sich in der Regel im hintersten Teil, die jüngeren je nach ihrer Alter in den vorderen Teilen des Uterus. Die Chitinhaut der eingeschlossenen ♀-Nymphen und ♂-Prosopa bekommt nun allmählich die charakteristische bernsteingelbe oder etwas rötliche Farbe, welche durch die beinahe farblose, dünne Haut des stark angeschwollenen Muttertieres durchschimmert. Nicht selten trifft man trächtige Weibchen an, deren Hysterosoma hinten rötlich gelb, vorn weisslich

[1] In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, dass die Larven, auch die männlichen, welche letztere ebenfalls noch funktionsmässige Mundteile besitzen, die einzige Hülle, die Eihaut, mit ihren Cheliceren durchschneiden. In der postembryonalen extrauterinen Entwicklung geschieht die Sprengung des sackförmigen Apoderma und der aufgeblähten Larvenhaut für die verschiedenen Geschlechter je auf die soeben für die ♀- Nymphe und ♂- Prosopon beschriebene Weise.

opak erscheint, wodurch die verschiedenen Entwicklungsstufen der Brut auch äusserlich erkenntlich werden. In vielen Fällen verbleiben die Milben im Uterus bis sogar die Mehrzahl ihrer Geschwister ebenfalls das zum Ausschlüpfen fertige Stadium erreicht haben.

Man kann während dieser Zeit sehr leicht unter dem Mikroskop die Bewegungen der Milben im Innern des mütterlichen Körpers beobachten und vielfach mehr oder weniger heftige Stösse gegen die Körperwand der Mutter wahrnehmen. Es scheint sogar als ob die Männchen schon hier Bemühungen machen würden, mit den weiblichen Nymphen zu kopulieren; einen Begattungsakt schon im Uterus habe ich jedoch niemals beobachten können [1]. Die Ursache, weshalb gerade bei Muttertieren mit sehr zahlreicher Brut die jungen Milben nicht nach und nach geboren werden, dürfte darauf beruhen, dass die Scheide vielfach aus ihrer urspünglichen Lage verdrängt wird, wodurch auch ihr Lumen zusammengepresst und so die normale Geburt unmöglich oder doch sehr erschwert wird. An Schnitten ist ein solches Verhalten in der Tat sehr oft konstatiert worden.

Unter solchen Verhältnissen schneidet nun schliesslich irgend welche Nymphe mit ihren Cheliceren Ritzen in die Uteruswand und in die zarte Chitinhaut des mütterlichen Körpers, und die ganze jetzt zum Ausschlüpfen bereite Nachkommenschaft tritt dann durch diese Öffnungen auf einmal ins Freie. Nach sehr kurzer Frist kann nun die Kopulation zwischen den ♀-Nymphen und den ♂-Prosopa stattfinden (vgl. oben, S. 7). Es ist schon vorher die Vermutung ausgesprochen worden, dass aller Wahrscheinlichkeit nach, wenigstens in der Regel, nur die befruchteten Nymphen sich zu Prosopa entwickeln (vgl. S. 7 f.). An solchen Nymphen habe ich niemals irgendwelche durchgreifenden inneren Vorgänge beobachten können, wie sich solche beim Übergang der Larve zur Nymphe abspielen. Mit Rücksicht hierauf und weil der Übergang der betreffenden Nymphen zu Prosopa unter Umständen ziemlich rasch verlaufen kann, dürfte diese Umwandlung überhaupt nicht mit tiefer greifenden Umgestaltungen verbunden, sondern eher mit den bei den Gamasiden beobachteten Häutungen zu vergleichen sein.

7. Die Ursache der verschiedenen Entwicklungsmodi bei Pediculopsis graminum.

Die beiden jetzt beschriebenen Entwicklungsmodi, derjenige mit einem freilebenden Larvenstadium und der fortwährend intrauterin verlaufende, führen, wie aus der obigen Darstellung ersichtlich, zu demselben Ziele. Die Frage nach der Ursache dieser verschiedenen Entwicklung bei einer und derselben Milbenart wurde schon vorher, in dem Abschnitt über die Ökologie unserer Milbe, kurz besprochen; ich will aber diese Frage hier noch etwas eingehender erörtern. Bei denjenigen Muttertieren, die sehr stark

[1] Vielleicht findet eine Kopulation bei einer von Berlese erwähnten *Pediculoides*-Art schon im mütterlichen Körper statt; er vergleicht die hier eingeschlossenen, ebenfalls verkümmerten männlichen Prosopa gewissermassen mit „testicoli attivi e bene sviluppati nel corpo delle femmine". (1897, S. 64) wonach, da die Mutter auch Eier besitzt, so zu sagen ein Hermaphroditismus vorläge!

angeschwollen sind, bezw. eine ausserordentlich reichliche Quantität von Nährflüssigkeit enthalten, können, wenn die embryonale Nachkommenschaft proportionsweise nicht besonders zahlreich ist, sämtliche jungen Individuen die vorgeschritteneren Stadien [Nymphenstadium (♀), Prosoponstadium (♂)] erreichen. Ist dagegen die Nachkommenschaft eine überaus zahlreiche, erreicht nur ein Teil derselben die genannten Stadien, während die übrigen und zwar immer die jüngsten, d. h. die zuletzt erzeugten Individuen, intrauterin nur in das Larvenstadium eintreten. Die vom Muttertier aufgesogene Nährflüssigkeit scheint demnach für die fortgesetzte Entwicklung dieser letzteren nicht ausreichend gewesen zu sein.

Diese, im Vergleich mit ihren älteren Geschwistern benachteiligten Individuen müssen somit als freilebende Larven so zu sagen auf eigene Hand Nahrung aufnehmen, um dann, nachdem sie je einen zu ihrer weiteren Entwicklung genügenden Vorrat aufgenommen haben, in das nächstfolgende Stadium überzugehen. Je ungünstiger sich das Verhältnis herausstellt zwischen der Anzahl der erzeugten Embryonen einerseits und der beim Muttertier zu ihrer Entwicklung disponiblen Quantität von Nährflüssigkeit andererseits, um so weniger Individuen erreichen während ihres intrauterinen Aufenthaltes ein vorgeschritteneres Stadium und um so grössere Anzahl von ihnen verbleiben auf dem Larvenstadium stehen. Besonders schlecht ernährte Muttertiere können sogar nur Larven erzeugen.

Es scheint demnach die Quantität der vom Muttertier aufgenommenen und digerierten, den Embryonen verfügbaren Nährflüssigkeit zu sein, welche im wesentlichen den einen oder anderen jener beiden Entwicklungsmodi beeinflusst. Diese Quantität wird aber von dem grösseren oder geringeren Vorrat von leicht zugänglichen Pflanzensäften und somit in letzter Instanz davon bedingt, ob die vorher in dem ökologischen Abschnitt dieser Arbeit erwähnten günstigen Bedingungen auf einem gegebenen Grashalme in höherem oder geringerem Masse vorhanden sind.

Anhang. Der Einfluss des Wassers auf die Embryonalentwicklung von Ped. graminum.

Es sollen noch einige Worte dem Einfluss des Wassers auf die Entwicklung vorliegender Milbe gewidmet werden. In dem Abschnitt über ihre Ökologie wurde schon erwähnt (vgl. oben, S. 13), dass bei dem im Wasser untertauchten trächtigen Weibchen die Entwicklung der eingeschlossenen Embryonen, denen also die vom Muttertiere aufgesogenen Nährsäfte noch zu Gute kamen, normalerweise stattfindet. Wenn aber die Eier oder Embryonen aus dem Uterus herauspräpariert und direkt ins Wasser gebracht werden, so stellt sich die Sache öfters anders.

Wird ein ganz junges, noch nicht gefurchtes Ei ins Wasser getaucht, so quillt die Dotterhaut plötzlich auf und der Inhalt scheint gleichzeitig in dem Masse alteriert zu werden, dass dadurch die Entwicklungsfähigkeit anscheinend eingebüsst wird. An etwas älteren Eiern, die schon in Furchung begriffen waren, quoll die Dotterhaut nicht mehr auf; der Furchungsprozess und die Blastodermbildung konnte noch normalerweise

fortgehen, der weitere Aufbau des Embryokörpers wurde aber dann zumeist früher oder später unterbrochen und das Larvenstadium nicht erreicht. Wenn aber die Embryonen, ehe sie ins Wasser untertaucht worden waren, sich schon auf dem Stadium mit Extremitätenanlagen befanden, konnten sie sich vielfach zu Larven entwickeln: diese ausgeschlüpften Larven vermochten sich, soweit meine Erfahrungen reichen, nicht weiter zu entwickeln, sondern starben nach einigen Tagen. Im Gegensatz hierzu konnten die Larven, die unter normalen Verhältnissen gelebt und Nahrung zu sich genommen hatten, wie schon vorher (S. 14) erwähnt, ins Wasser gebracht sich zu Nymphen (♀), bezw. Prosopa (♂) entwickeln. Hatte die intrauterine Enwicklung schon zum Erreichen des rudimentären Larvenstadiums geführt, konnte in den meisten Fällen die Entwicklung zur Nymphe, bezw. zum Prosopon fortgehen.

Diese Befunde scheinen mir darauf hinzudeuten, dass — wenn wir von dem ersten Fall absehen, in dem ein Aufquellen der Dotterhaut eintrat — der Aufenthalt im Wasser an und für sich keinen entscheidenden, bezw. eigentlich hemmenden Einfluss auf die ontogenetische Entwicklung des betreffenden Individuums ausübt, sondern dass vielleicht eher das Mangel an Nahrung die wirkliche Ursache ist, dass die Individuen sich im allgemeinen nur je eine gewisse Stufe weiter zu entwickeln vermochten. Die Eier von *Ped. graminum* zeichnen sich nämlich, wie vorher (S. 116) erwähnt, im Gegensatz zu denen der meisten übrigen Milben durch einen verhältnismässig geringen Dottergehalt aus. Die im Ei aufgespeicherte Nährsubstanz dürfte demnach für die Entwicklung des Embryo nicht allein ausreichend sein, sondern dieser muss im Uterus des Muttertieres noch dazu mit flüssigen Nährsäften versorgt werden. Wird diese Zufuhr unterbrochen, so verliert der Embryo binnen gewissen Grenzen die Fähigkeit, sich weiter zu entwickeln. Diese Auffassung steht in vollem Einklang mit dem vorher hervorgehobenen Umstand, dass auch unter normalen Verhältnissen die ontogenetische Entwicklung, wie es scheint gerade infolge des Nahrungsmangels, nicht zu vorgeschritteneren Stadien, sondern nur zum Larvenstadium führt (vgl. oben, S. 141).

C. Die postembryonale Entwicklung der Acariden.

8. Orientierende Bemerkungen.

Während unsere gegenwärtige Kenntnis der Embryonalentwicklung der Milben noch sehr lückenhaft ist, indem nur vereinzelte Repräsentanten einiger weniger Familien in genannter Hinsicht näher untersucht und zudem auch in den bisher bekannten Fällen öfters nur einige Phasen dieser Entwicklung beschrieben worden sind, finden sich dagegen recht zahlreiche Arbeiten, welche Mitteilungen über die postembryonale Entwicklung der Milben bringen. Leider enthalten aber auch die meisten dieser Arbeiten nur höchst unvollständige und fragmentarische Notizen [1].

[1] Hierher gehört eine ganze Reihe von Arbeiten namentlich älterer Autoren, wie Dugès (1834 b), Simon (1842), van Beneden (1850), Bourguignon (1854), Nicolet (1854), Scheuten (1857), Robin (1860; 1873), Landois (1864), Fumouze & Robin (1867), Frauenfeld (1868), Ehlers (1873), Mégnin (1876 c; 1877 a), Nörner (1882 a; 1882 b; 1883) und viele andere.

Während wir in dem Vorhergehenden die Embryonalentwicklung anderer Milben überhaupt nur insofern berücksichtigt haben, als sie zum besseren Verständnis der bei *Ped. graminum* beschriebenen Vorgänge beitragen oder in irgendwelcher Hinsicht Vergleichspunkte darbieten, werden wir im Folgenden der postembryonalen Entwicklung der Acariden dagegen eine grössere Aufmerksamkeit widmen. Eine eingehende Erörterung dieses Themas scheint mir um so wünschenswerter, als viele einander scheinbar widersprechende Angaben einer Klarlegung bedürfen und zudem die betreffende Frage, obwohl einige recht wertvolle Beiträge zu ihrer Beleuchtung geliefert worden sind, doch nie eine ganz erschöpfende Behandlung erfahren hat. Ich werde jetzt die mir zugänglichen zerstreuten Angaben über die postembryonale Entwicklung der Acariden zusammenstellen und einen Versuch machen, dieselben im Lichte einer einheitlichen Auffassung zu betrachten.

Es mag dann vorläufig bemerkt werden, dass die postembryonale Entwicklung nicht nur in verschiedenen Milbenfamilien, sondern auch bei nahe verwandten Gattungen einer und derselben Familie oder bei den verschiedenen Arten einer und derselben Gattung, ja bei den verschiedenen Geschlechtern oder sogar bei den verschiedenen Individuen desselben Geschlechts einer und derselben Art sich verschieden gestalten kann. In genannter Hinsicht scheint in der Tat eine so grosse Willkürlichkeit und Unregelmässigkeit zu herrschen, dass es auf den ersten Blick fast unmöglich erscheint, diese Verschiedenheiten einem einheitlichen Gesichtspunkte unterzuordnen. Eine sorgfältige Erwägung der bisher bekannten Tatsachen dürfte uns indessen dazu verhelfen, den Faden aufzufinden, der uns den Weg zu richtiger Erkenntnis der scheinbar so verwickelten Verhältnisse zeigt.

Wir haben zunächst zu bemerken, dass in der postembryonalen Entwicklung eine verschiedene Anzahl freilebender Stadien auftreten können. In der Regel kommt ein 6-füssiges Larvenstadium vor; zwischen diesem und dem geschlechtsreifen Tier oder Prosopon findet sich eine wechselnde Anzahl von Nymphenstadien (3, 2, 1) oder sogar kein solches. Die Unterschiede inbezug auf die Anzahl der freilebenden Stadien beziehen sich also in den bei weitem meisten, jedoch nicht in allen [1], Fällen auf das Nymphenstadium. Dann haben wir darauf Acht zu geben, dass die Entwicklung entweder mit der Abscheidung von einer oder von mehreren sogenannten Apodermalhäuten verbunden sein oder ganz ohne alle Bildung solcher Häute verlaufen kann. Diese Häute können entweder sack-, bezw. eiförmig sein oder auch mit Ausstülpungen für die Beine und die Mundteile versehen werden. Zumeist, jedoch nicht immer, ist der Übergang von einem Stadium zu einem anderen durch eine Ruheperiode vermittelt, während welcher gewisse histolytiche Vorgänge sich abspielen können.

Ehe wir weiter gehen, ist es nötig nähere Auskünfte zu gewinnen betreffs derjenigen Umstände, unter denen das sogenannte Apoderma der Milben zum Vorschein kommt. Zu diesem Zweck ist eine Darstellung von Henking's (1882) Angaben über die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Trombidium fuliginosum* Herm. in der von Kramer

[1] Diese Ausnahmefälle sollen später besprochen werden.

(1891, S. 2) gegebenen Abfassung recht dienlich: „H. HENKING fand, dass das Ei (I) des *Trombidium* einen Embryo entwickelte, welcher sich mit einer neuen Haut (Apoderma) umgab Diese hob sich in der Eischale alsbald von dem Embryo ab und trat als Schutzhülle auf. Beim Wachsthum zersprang die Eischale (I) und das Apoderma umgab nun den weiterwachsenden Embryo. Dieses letztere Stadium (II) nannte er das Schadonophanstadium. Der Embryo wird reif und entschlüpft als Larve (III) dem Apoderma. Jetzt ist das Tier der Ortsbewegung fähig."

„Diese Larve tritt nun in ein neues Ruhestadium, während welcher Zeit der Leibesinhalt sich nach dem Innern zurückzieht, zum Theil zerfällt und durch Neubildung in ein neues Geschöpf übergeht. Auch hier bildet sich bald ein zweites Apoderma, welches sich von dem Inhalt abhebt und als Schutzmembran das neugebildete Thier umgiebt. Die Haut der Larve kann nun abbröckeln und so bekommt man das von HENKING Nymphophanstadium genannte neue Stadium (IV). Aus dem Apoderma schlüpft die mit Ortsbewegung begabte nunmehr achtfüssige Nymphe (V). Diese versinkt wiederum in ein Ruhestadium, während dessen sich von neuem der Körperinhalt zurückzieht und zerfällt, um einer dritten Neubildung sich zu unterziehen. Es hebt sich wiederum ein Apoderma, das dritte in der Reihenfolge, von dem neugebildeten Körper ab, welches auch wieder beim Abbröckeln der Nymphenhaut als Schutz des eingeschlossenen Thieres dienen kann. Dieses Stadium (VI) nennt HENKING Teleiophanstadium. Aus ihm geht das wiederum mit freier Ortsbewegung begabte vollentwickelte Thier (VII), das Prosopon, hervor."

„Aus der eben gegebenen kurzen Uebersicht geht hervor, dass die Stadien II, IV, VI gleichartig sind, ebenso III, V, VII, und dass das Stadium I dem Ruhestadium von III und V vollständig entspricht. Wir haben hiernach folgende Kreise: I, II, III; III, IV, V; V, VI, VII. Dadurch nämlich, dass die Larve III in das ruhende Stadium kommt, wird der Leibesinhalt, indem die bisher vorhandenen Organe zum Theil zurückgebildet werden, dotterähnlich,[1] und die starre Larvenhaut übernimmt die Funktion der ersten Eischale, ebenso ist es bei dem Stadium V. Im Stadium III und V müssen wir also gewissermassen zwei Abschnitte denken. Der erste III a und V a, umfasst die Periode der freien Bewegung, der darauf eintretenden Ruhe und den Zerfall des bestehenden Organismus; der zweite, III b und V b den Aufbau des neuen, so dass sich das Schema so darstellen würde: I, II, III a; III b, IV, V a; V b, VI, VII. An Uebersichtlichkeit und Folgerichtigkeit lässt dies nichts zu wünschen übrig, doch ist die wichtigere Frage, ob wir hiermit ein für die Acariden im Allgemeinen gültiges Verwandlungsbild bekommen haben."

Von HENKING selbst wird (l. c., p. 597) folgende schematische Übersicht über die verschiedenen Entwicklungsstadien von *Trombidium fuliginosum* gegeben, in welcher die einander entsprechenden Stadien durch Vertikalstriche verbunden sind:

---

[1] KRAMER's Auffassung von einer ziemlich durchgreifenden Rück- und „Neubildung" des Tieres, die ihn, wie wir dies weiter unten (S. 145 f.) sehen werden, zu einem drastischen Vergleich verleitet, entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen.

	Ruhende Stadien					Freilebende Stadien
1.	Ei	Auftreten des Apoderma	Schadonophanstadium	Abwerfen des Apoderma		Larve
2.	Nymphochrysallis		Nymphophanstadium			Nymphe
3.	Teleiochrysallis		Teleiophanstadium			Prosopon

„Nach einander folgen die Stadien also in dieser Weise: Ei — Schadonophanstadium — Larve, — Nymphochrysallis — Nymphophanstadium — Nymphe, — Teleiochrysallis — Teleiophanstadium — Prosopon = erwachsenes Thier".

Wir wollen uns im Folgenden zunächst etwas ausführlicher bei KRAMER's Betrachtungen über die postembryonale Entwicklung der Acariden aufhalten, zumal in der betreffenden Arbeit (1891) die genannte Frage zum ersten Mal eine, über sämtliche damals in genannter Hinsicht bekannten Milbenfamilien ausgedehnte, vergleichende Besprechung erfahren hat. KRAMER konnte, wie dies aus den folgenden Ansprüchen erhellt, hierbei nicht zu einheitlicher Auffassung der Acaridenentwicklung kommen.

Nachdem KRAMER die vielfach von einander abweichenden Verhältnisse der postembryonalen Entwicklung in verschiedenen Milbenfamilien hervorgehoben hat, spricht er sich nämlich hierüber folgendermassen aus: „Wird die Gesammtheit der in Obigem erwähnten Entwicklungsreihen betrachtet, so fällt die grosse Mannigfaltigkeit, die darin herrscht, sogleich ins Auge, und mit ihr die Schwierigkeit, sie auf eine gemeinsame Regel zurückzuführen, an welche bei der offenbaren Zusammengehörigkeit aller Milben wenigstens gedacht werden könne" (l. c., p. 12). Und ferner: „zu entscheiden, ob das Vorhandensein von drei Nymphenstadien zwischen Larve und reifem Thier, oder von zwei solchen, oder von einem einzigen solchen oder gar von gar keinem als die Norm anzusehen sei, ist vorläufig für den vergleichenden Beobachter ein Ding der Unmöglichkeit. Ferner zu entscheiden, ob die nur von einem Apoderma umgebenen sogenannten Schadonophan-, Nymphophan-etc. Stadien als gleichwerthige Stadien mit den frei lebenden zu betrachten sind, wodurch die Zahl der Stufen, welche die individuelle Entwicklung durchmacht, erheblich vermehrt werden würde, ist ebenfalls noch erneuter Erwägung zu unterziehen" (S. 13). — Hierzu hat TRÄGÅRDH (1904, S. 87) ganz treffend bemerkt, dass „die erste Frage hängt offenbar mit der zweiten zusammen und letztere hängt von der Auffassung von dem Apoderma ab".

KRAMER ist nun geneigt, „dieser Haut [Apoderma], zumal wenn sie zum ersten Male unter der Eischale auftritt, den Charakter der Dotterhaut zuzusprechen" (S. 13). „Wird aber das erste Apoderma als Dotterhaut aufgefasst", setzt er fort, „so liegt im Grunde keine Hinderung vor, auch bei den späteren Stufen der Metamorphose den Grundsatz gelten zu lassen, dass die Umhüllung der in die Verwandlung eintretenden Milbe aus einer dreifachen Stufe besteht, nämlich dem Chorion, dem der Dotterhaut entsprechenden Apoderma und der dem Leibesinhalt unmittelbar aufsitzenden Hautschicht, die nach Aussen hin die Cuticula absondert. Allerdings würde in vielen Fällen darüber

noch keine ausreichende Klarheit bestehen, ob man das Apoderma, da wo es nicht zur Beobachtung gekommen ist, als der absterbenden Haut des sich metamorphosirenden Thieres von innen fest aufsitzend zu betrachten habe, so dass sich unmittelbar nur die neue Cuticula beobachten lässt, nicht dagegen die Schicht, welche sich als Apoderma zweiter und dritter Art bei *Trombidium* und *Diplodontus* einstellt" (S. 14).

Diese Kramer's Auffassung vom Apoderma ist durchaus willkürlich und führt zu Konsequenzen, von denen eine auch Kramer selbst sogleich in Verlegenheit zu bringen scheint. Und wie man ernstlich das zwischen dem Larven- und Nymphenstadium, bezw. zwischen diesem und dem Prosoponstadium auftretende Apoderma mit der Dotterhaut, oder die alte Larven-, bezw. Nymphenhaut mit dem Chorion vergleichen will, ist mir unverständlich. Das ist doch reiner Unsinn. Man darf vielleicht annehmen, dass der von einigen Autoren gebrauchte Ausdruck, der Milbenkörper kehre bei der sogenannten Metamorphose „zu einem eiähnlichen Stadium zurück" bei Kramer eine unglückliche Ideenverknüpfung erweckte, welche ihn zu dem genannten merkwürdigen Vergleich geführt hat. Aber auch das erste, im Ei auftretende Apoderma, kann nicht als Dotterhaut betrachtet werden. Trägårdh hat (1904, S. 89) aus triftigen Gründen die Unrichtigkeit der Kramer'schen Deutung dieses Apoderma schon nachgewiesen. Wir müssen also in jeder Hinsicht Kramer's diesbezügliche Deutungen unbedingt verwerfen.

Infolge der soeben geschilderten Auffassung des Apoderma kommt nun Kramer zum folgenden Schluss: „ich möchte mich bis jetzt noch nicht davon für überzeugt halten, dass die Abhebung des Apoderma, sei es von dem Leibe des Embryo oder der Larve, oder der Nymphe bei *Trombidium* einer vollen Häutung gleichwerthig ist und deshalb wollen mir die Entwicklungstypen der Acariden als wesentlich von einander verschieden vorkommen" (S. 14).

Es ist nicht zu verwundern, dass Kramer durch seine eigentümliche Auffassung des Apoderma die postembryonale Entwicklung der Acariden nicht auf eine gemeinsame Regel zurückführen konnte. Er hat aber meines Erachtens auch sonst von vorn herein einen unrichtigen Griff in dieses Thema getan. Er geht nämlich bei seinen Betrachtungen von einem Entwicklungsmodus aus, in dem „zwei freie Stadien [eine sechsfüssige Larve und eine achtfüssige Nymphe] nach dem Ei und vor dem reifen Thier beobachtet werden" (S. 9). „Von diesem — — Entwicklungsmodus", sagt er ferner, „weichen nun andere nach zwei Richtungen hin ab, indem es nämlich entweder zu einer Verminderung der Anzahl frei beweglicher Stadien, oder zu einer Vermehrung derselben gekommen ist" (S. 10). Er stellt sich also gleichsam auf der Mitte eines Weges und blickt von dort gegen die entgegengesetzen Endpunkte hin, so den Zusammenhang zwischen beiden verlierend, anstatt von dem einen Ende ausgehend den ganzen Weg in dessen ununterbrochenem Verlauf zu überblicken. Auch die mit dem Auftreten eines sogenannten Hypopus-Stadium verbundene Entwicklung einiger Tyroglyphinen wird von ihm, infolge der irrigen Angaben Mégnin's, ganz verkehrt aufgefasst.

9. Die Apoderma-Frage.

Gehen wir nach diesen orientierenden Bemerkungen zur Frage nach der morphologischen Bedeutung des Apoderma über. Diese Frage ist von verschiedenen Autoren in ganz entgegengesetzter Weise beurteilt worden. Während von einigen Autoren, wie HENKING (1882) — welcher als der Erste diese Benennung einführte — und KRAMER (1891), das im Ei gebildete Apoderma (Deutovummembran, CLAPARÈDE 1869) mit den in der postembryonalen Periode auftretenden Apodermata als gleichwertig betrachtet wird, so machen andere (WAGNER 1894, TRÄGÅRDH 1904) einen bestimmten Unterschied wenigstens zwischen der ersten embryonalen und den postembryonalen Apodermalhäuten. Sonst werden aber die genannten Häute von den beiden zuletzt erwähnten Autoren ganz verschieden aufgefasst.

Nach WAGNER muss man die Ausscheidung der Deutovummembran [das embryonale Apoderma, von ihm auch Embryonalhaut benannt] „als Ueberbleibsel der Häutung betrachten, welche ursprünglich in der postembryonalen Periode vor sich ging. Fölglich muss man die Deutovummembran für eine Larvenhülle ansehen“ (1894, S. 227). Sämtliche postembryonalen Apodermata dagegen, wie auch die embryonale „Tritovummembran“ bei *Myobia* — diese Milbe ist, soweit bekannt, die einzige, welche mehr als ein embryonales Apoderma besitzt — hält er schlechtweg für „Neubildungen“ (l. c., p. 227 –228).

Im Gegensatz hierzu ist TRÄGÅRDH der Ansicht, dass das embryonale Apoderma „eine sekundäre Hülle ist, die dann auftritt, wenn die Grössenzunahme des Embryos im Ei so stark ist, dass die Eischale zersprengt wird, ehe der Embryo die nötige Festigkeit erhalten hat“ (1904, S. 89). Betreffs des zweiten embryonalen Apoderma bei *Myobia* (Tritovummembran, CLAPARÈDE 1869) schliesst er sich „der Deutung dieses Stadiums als eines rudimentären zweiten Larvenstadiums an“ (l. c.). Die postembryonalen Apodermata sind nach TRÄGÅRDH als Reste unterdrückter Nymphenstadien aufzufassen.

CLAPARÈDE, welcher als der Erste das sogenannte Deutovumstadium der Acariden, bezw. die Abscheidung einer Deutovummembran (bei *Atax* und *Myobia)* beschrieb und bei der letzteren Milbe noch die Absonderung jener zweiten embryonalen Hülle (Tritovummembran) entdeckte, vergleicht die Deutovummembran mit der Larvenhaut der unbeweglichen Embryonen innerhalb der Bruttasche von *Mysis*, sowie mit „der von FRITZ MÜLLER (1864) bei *Ligia* und anderen Isopoden erwähnten sogenannten Larvenhaut“. Er erkennt sie ebenfalls in DOHRN's (1867, S. 224) „innerer Eihaut bei *Asellus aquaticus*, nicht aber in der sogen. Larvenhaut desselben Schriftstellers, die von ihm, aber meiner Meinung nach, ohne genügenden Grund der Larvenhaut von FRITZ MÜLLER parallelisirt wird“ (CLAPARÈDE 1869, S. 455—456, Fussnote). An einer anderen Stelle (l. c., p. 529) sagt CLAPARÈDE ausdrücklich: „Es muss nämlich offenbar das Auftreten eines Deutovum- oder gar eines Tritovumstadiums bei verschiedenen Acariden als das Resultat von embryonalen Häutungen aufgefasst werden, wie ich es bereits durch den Vergleich des Deutovum bei *Atax* mit dem Larvenzustande von *Mysis* und *Ligia* andeutete“.

Auch nach Korschelt & Heider „ist die Bildung dieser Hüllen [Deutovum-, Tritovummembranen] im Ei wahrscheinlich als eine schon sehr früh eintretende Häutung, die wohl ursprünglich während des Larvenlebens stattfand, aufzufassen“ (1892, S. 624); diese Erscheinung erinnert nach ihnen an die bei vielen Crustaceen unter ähnlichen Umständen sich abspielenden Vorgänge (op. cit., p. 625). Mit Rücksicht auf das Auftreten zweier freilebender Nymphenstadien bei einigen Milben (z. B Halacariden, Gamasiden) muss nach den genannten Autoren „wohl in den einzelnen Fällen noch genauer festgestellt werden, ob eine dieser Nymphen nicht dem Puppenstadium [Apodermalstadium] anderer Milben entspricht“ (S. 633).

Wenn wir jetzt zu einer näheren Betrachtung der von den verschiedenen Autoren vorgeführten Auffassungen von dem morphologischen Wert des Apoderma übergehen, dürfte es zweckmässig sein, zunächst die embryonal, dann die postembryonal auftretenden Apodermabildungen zu besprechen.

a. Embryonale Apodermata.

Von den verschieden Deutungen ist die Kramer'sche aus den oben dargelegten Gründen sofort auszuschliessen. Die beiden embryonalen Apodermata bei *Myobia* werden, wie erwähnt, von Wagner und Trägårdh nicht als mit einander gleichwertig angesehen und übrigens in gerade entgegengesetzter Weise beurteilt, indem von jenem Autor die Tritovummembran, von diesem die Deutovummembran als sekundäre Neubildung, vom erstgenannten dagegen die Deutovummembran, vom letzteren die Tritovummembran als Larvenhülle aufgefasst wird.

Als Argumente für seine Auffassung von der Tritovummembran als einer Neubildung führt Wagner hauptsächlich Folgendes an: „Die bei *Myobia* auf das Stadium „Tritovum“ folgende Larvenform ist, nach allen Hauptzügen ihrer Organisation, dem Stadium gleichwerthig, auf dem bei den Milben gewöhnlich die Larve die Deutovum-Membran verlässt. Die darauf folgende Metamorphose der Larve und ihre Verwandlung in die Nymphe bestätigen vollkommen diesen Gesichtspunkt: die larva der *Myobia* ist unstreitig der ersten Larvenform der übrigen Milben gleichwerthig. Wenn die „Tritovum-Membran“ als Larvenhülle anzusehen ist, so müsste man das Stadium „Tritovum“, richtiger gesagt, das Ausschlüpfen der Milbe, als zweite (embryonale) Häutung betrachten. Bei den anderen Milben folgt auf das Stadium Deutovum direkt die erste freie Larve (larva). Folglich erreicht *Myobia* nach zwei Häutungen dasselbe Stadium, welches von den anderen Milben nach einer Häutung erreicht wird. Das wäre merkwürdig, da man die Entwickelung der *Myobia* nicht als eine phylogenetisch ältere ansehen kann; sie wird vom Process der Histiolyse, einem unstreitig coenogenetischen Process, begleitet. Deswegen halte ich die Tritovum-Membran nicht für eine Larvenhülle, und messe auch dem Tritovum-Stadium nicht die Bedeutung einer embryonalen Häutung bei. Meiner Meinung nach bildet *Myobia* keine Ausnahme. Diese Form hat ebenfalls, wie die übrigen Milbenarten, nur eine embryonale Häutung (Deutovum-Stadium). Die

Tritovummembran aber ist eine Neubildung, — ebensolch eine Neubildung wie das Apoderma der Milbenlarven" (1894, S. 227, 228).

Ich kann diesem Resonnement gar keine Beweiskraft zumessen. Zwar ist „die larva der *Myobia* unstreitig der ersten [freilebenden] Larvenform der übrigen Milben gleichwerthig", es scheint aber WAGNER unbekannt gewesen zu sein, dass bei weitem nicht alle übrigen Milben, sondern in der Tat nur verhältnismässig wenige, auch das mit der Absonderung einer Hülle verbundene „Deutovumstadium" durchlaufen. Die Mehrzahl weist also gar keine embryonale Häutung auf und doch sind ihre Larven, wie dies aus einem Vergleich mit der darauf folgenden postembryonalen Entwicklung zu voller Evidenz hervorgeht, mit denen derjenigen Milben gleichwertig, die im Ei eine solche Häutung durchmachen Da nun die Abscheidung der Deutovummembran von WAGNER ausdrücklich als eine embryonale Häutung aufgefasst wird, so erreichen tatsächlich, seiner Ansicht gemäss, doch einige Milben nach einer Häutung dasselbe Stadium, welches von anderen Arten ohne jegliche Häutung erreicht wird. WAGNER muss also entweder seine Auffassung von der Deutovummembran als einer Larvenhülle aufgeben oder auch zugeben, dass dasselbe Stadium (hier das sechsfüssige, freilebende Larvenstadium) sowohl nach embryonaler Häutung als ohne eine solche erreicht werden kann. Auch in der postembryonalen Entwicklung kann ja dasselbe Stadium (Prosoponstadium), vom Larvenstadium aus, je nach 4, 3, 2, oder gar nur einer Häutung erreicht werden, und doch ist das definitive, geschlechtsreife Endstadium, wie wir dies weiter unten sehen werden, wohl überall als gleichwertig anzusehen. Wenn aber in der postembryonalen Entwicklung dasselbe Stadium unstreitig nach einer verschiedenen Anzahl von Häutungen erreicht wird, so liegt meiner Ansicht nach gar kein Hindernis im Wege für die Auffassung, dass auch eine verschiedene Anzahl (2, 1) von embryonalen Häutungen (bezw. keine solche) vorkommen kann. Es zeigt sich übrigens, dass die Abscheidung einer Deutovummembran, wie auch eine grössere oder geringere Anzahl von postembryonalen Häutungen, keineswegs in irgendwelchem bestimmten Verhältnis zu dem phylogenetischen Alter der betreffenden Milben, bezw. Milbengruppen stehen, sowie ferner, dass Häutungen gar nicht immer von auffallenden histolytischen Prozessen begleitet werden müssen, weshalb WAGNER's diesbezügliche Einwände ohne Bedeutung sind.

Von TRÄGÅRDH wird als Beweisgrund seiner Auffassung, dass das erste im Ei auftretende Apoderma (Deutovummembran) eine sekundäre Hülle sei, u. a. angeführt das „seltene Vorkommen [1] und der Umstand, dass es bei der einen von zwei nahe verwandten Gattungen *[Phytoptipalpus]* vorkommt, während die andere *[Tetranychus]* seiner entbehrt" (1904, S. 89). Auch diese Argumente erscheinen mir keineswegs überzeugend. Dass zwei nahe verwandte Gattungen sich in dieser Hinsicht verschieden ver-

[1] Nach TRÄGÅRDH (1904, S. 89) kommt ein embryonales Apoderma (Deutovummembran) bei *Trombidium*, *Myobia*, den Hydrachniden, *Bdella*, *Phytoptipalpus* und *Pterygosoma*, sowie unter den Oribatiden bei *Damaeus* (nach MICHAEL 1884 a, S. 73, 74 bei *Dam. geniculatus* u. *D. clavipes)* vor. In seiner soeben zitierten Arbeit beschreibt indessen TRÄGÅRDH selbst (S. 32) ein solches Apoderma auch bei *Pimeliaphilus podapolipophagus*. Ein Deutovummembran wird ferner von KRAMER (1881 a, S. 426, 428; vgl. auch 1891, S. 9) bei *Cheyletus eruditus* und von BONNET (1907, S. 136) für *Hyalomma aegyptium* angegeben.

halten, ist gar kein Beweis für die angebliche Natur des betreffenden Apoderma als einer sekundären Hülle, ebensowenig wie der genannte Umstand gegen die Auffassung spricht, dass dieses Apoderma einer Larvenhaut entspräche. Ein Blick auf die postembryonale Entwicklung der Milben lehrt uns, dass bei unzweifelhaft nahe verwandten Gattungen die Anzahl der Häutungen, bezw. der Stadien, eine verschiedene sein kann. So durchlaufen, um nur einige Beispiele anzuführen, gewisse Tyroglyphinen-Gattungen ein Hypopus-Stadium, andere nicht, und dieser Unterschied kann zwischen den Arten einer Gattung ja sogar zwischen den Individuen einer und derselben Art vorkommen. Auch bei den einander sehr nahe stehenden *Pediculoides ventricosus* und *Pediculopsis graminum* gestaltet sich die Entwicklung inbezug auf die Anzahl der postembryonalen Stadien sehr verschieden, und vielfach hat das ♂ ein Nymphenstadium weniger als das ♀. Mit Hinblick hierauf ist es gar nicht befremdend, wenn auch in der embryonalen Entwicklung entsprechende Unterschiede vorkämen, zumal die embryonalen Häutungen wohl als ursprünglich postembryonale anzusehen sind, die in die Embryonalperiode, vielleicht durch Verlängerung dieser letzteren, zurückverlegt worden sind. Das seltene Vorkommen der Deutovummembran kann freilich, wie dies Trägårdh bemerkt, mit vollem Recht als Indizium gegen Kramer's Deutung dieser Membran als Dotterhaut angeführt werden; der genannte Umstand braucht aber meines Erachtens keineswegs für die von Trägårdh vertretene Auffassung derselben zu sprechen. Hat doch dieser Autor selbst die viel seltener (soweit bisher bekannt, nur bei *Myobia)* vorkommende Tritovummembran als Larvenhaut gedeutet!

Die Auffassungen Wagner's von der Tritovummembran und Trägårdh's von der Deutovummembran als sekundärer Neubildungen erscheinen mir sehr schwach begründet. Ich möchte nicht, wie diese Autoren, die beiden embryonalen Hüllen in Gegensatz zu einander stellen, sondern vielmehr beide als Reste embryonaler Häutungen auffassen, wie dies vorlängst schon Claparède (l. c.) und Korschelt & Heider (1892) getan haben. Allerdings kann ich nicht Trägårdh's Argument gutheissen, das er zu Gunsten seiner Deutung des Tritovumstadiums als eines rudimentären Larvenstadiums angeführt hat, den Umstand nämlich, dass er bei *Phytoptipalpus* angeblich zwei Larvenstadien gefunden hat, denn meines Erachtens ist das sogenannte 2. Larvenstadium dieser Milbe wahrscheinlich gar keine Larve, sondern das Prosopon, bei dem, ganz in Übereinstimmung mit dem Männchen von *Podapolipus*, das 4. Beinpaar nicht zur Ausbildung gelangt ist (vgl. oben, S. 86 f.). Allein es scheint mir aus anderen Gründen sehr wahrscheinlich, dass die Acariden einst mehrere postembryonale Jugendstadien hatten, von denen die frühesten gegenwärtig, in die Embryonalperiode zurückverlegt, sich nur durch rudimentäre Häutungen kundgeben, bezw. schon völlig unterdrückt worden sind.

Die Gründe, welche mich zu dieser Auffassung veranlassen, sind folgende: 1:o) werden die embryonalen Apodermata unter hauptsächlich ganz ähnlichen Verhältnissen gebildet, wie die postembryonalen Apodermata, welche letztere wir jetzt mit voller Sicherheit als rudimentäre Häute jugendlicher Stadien zu betrachten haben (vgl. weiter unten, S. 152 f.), und können ganz wie diese entweder sackförmig, bezw. eiförmig sein, oder auch mit Ausstülpungen für die Beine und Mundteile versehen wer-

den.[1] — 2:o) bildet gerade der Umstand, dass eine verschiedene Anzahl embryonaler Häutungen vorkommen kann (2, 1, 0), ein vollkommenes Gegenstück zu dem Verhalten der postembryonalen Nymphenstadien; hier wie dort steht diese verschiedene Anzahl von Entwicklungsstadien, resp. Häutungen, in Beziehung zu einer unter den Acariden allgemein herrschenden Neigung zu der mit Unterdrückung gewisser Stadien verbundenen Abkürzung der ontogenetischen Entwicklung. — 3:o) kommt es auch gegenwärtig in mehreren Fällen vor, dass das sonst normalerweise erste postembryonale Stadium, das sechsfüssige Larvenstadium, in der Embryonalperiode durchlaufen wird. Hierher gehören alle diejenigen Fälle, wo die Milbe das Ei als achtfüssige Nymphe verlässt (*Pteroptus, Ophionyssus, Leiognathus, Spinturnix, Cheletiella heteropalpa, Limnesia pardina* (?), *Tyroglyphus mycophagus* (fakultativ) *Pediculopsis graminum* [teilweise]),[2] ihre Entwicklung mag dann in dem abgelegten Ei (*Cheletiella, Limnesia*), also extrauterin, oder (in sämtlichen? übrigen Fällen) im Mutterleibe, intrauterin, stattgefunden haben. — 4:o) sinkt bei *Ped. graminum* vor unseren Augen die Larvenhaut in dem Falle, dass die intrauterine Entwicklung über das Larvenstadium hinaus verläuft, sogar tatsächlich zu einem mit dem Apoderma völlig vergleichbaren rudimentären Zustand herab, was wohl gerade ein eklatanter Beweis dafür ist, dass ein freilebendes, postembryonales Jugendstadium in die Embryonalperiode verlegt und dort durch ein Apoderma vertreten werden kann. Mit Hinblick auf diese unverleugbaren Tatsachen dürften wir es für sehr wahrscheinlich halten, dass ähnliche Verschiebungen auch vorher bei den Milben stattgefunden haben konnten. — 5:o) finden sich auch in anderen Arthropodenabteilungen ganz analoge Verhältnisse. Ich erinnere an die schon oben bemerkten embryonalen Häutungen bei den Crustaceen (vgl. S. 147 f.); auch bei *Limulus* und, was uns hier am nächsten interessiert, in anderen Arachnoidengruppen (Spinnen und Pedipalpen [*Phrynus*, Laurie 1894, S. 32]) kommt es bekanntlich öfters zur Abscheidung einer solchen embryonalen Kutikularhülle, die als Häutung jugendlicher Stadien gedeutet worden ist.

b. Postembryonale Apodermata.

Wenden wir uns jetzt der Frage nach dem morphologischen Wert der postembryonalen Apodermata zu. Kramer's und Wagner's Deutungen können wir ohne

[1] Der Unterschied inbezug auf die Gestalt des Apoderma, ob mit oder ohne Ausstülpungen für die Extremitäten, beruht, wie dies Kramer (1891) und Trägårdh (1904) hervorgehoben haben, auf der Periode, in welcher die Absonderung des Apoderma vor sich geht. „Wenn die Bildung des Apoderma geschieht, ehe die Gliedmassenanlagen eine erhebliche Ausdehnung erreicht haben, so wird dasselbe eiförmig — — —, sonst aber mit Ausstülpungen für die Beine und die Mundteile versehen" (Trägårdh, l. c., p. 89).

[2] Man vgl. die Arbeiten von Nitzsch (1837, S. 328), Mégnin (1876 a, S. 322; 1878; 1880 b; 1883, S. 3, 4; 1884, S. 110—111; 1895, S. 116), Neuman (1880 a; 1880 b), Kramer (1882 c, S. 375, 394), Berlese (1882/92, S. 11, 24, 26, Fasc. LIV. N:o 4, Taf. 23; 1882/93, S. 71, 124; 1897, S. 17, 64), Michael (1884 a, S. 66). Canestrini (1885, S. 50 ff.), Trouessart (1892, S. 47), Moniez (1892), Oudemans (1902 a, S. 218; 1902 b, S. 299; 1904, S. 111—112), Banks (1904, S. 59—60). Der Angabe Nicolet's (1854, S. 393, 470), dass bei *Hoplophora* die junge Milbe als achtfüssige Nymphe geboren werde, widersprechen die von Michael (1888 a, S. 551—552) gemachten Beobachtungen.

weiteres übergeben; jene widerspricht jeder morphologischen Vernunft und diese wird durch keine einzige Tatsache gestützt.

Obwohl schon vorher, so von Korschelt & Heider (1892, S. 633), die Vermutung ausgesprochen worden war, dass in denjenigen Fällen, wo zwei freie Nymphenstadien auftreten, eine dieser Nymphen einem Apodermalstadium entspräche, so gebührt dennoch Trägårdh (1904) das Verdienst, zuerst der Auffassung der postembryonalen Apodermata als Reste unterdrückter Nymphenstadien eine festere Begründung gegeben zu haben. Trägårdh weist zunächst energisch und mit vollem Recht Kramer's Deutung von dem Apoderma zurück. Von grosser Bedeutung für die richtige Beurteilung der „Apodermafrage" ist sein Befund an *Pimeliaphilus*, „dass die Apodermata Spuren einer Gliederung der Ausstülpungen für die Beine und Mundteile zeigen und Haare sowohl an der Körperoberfläche als an den Ausstülpungen besitzen" (l c., p. 91; vgl. daselbst auch S. 38—39 und Taf. 2, Fig. 6). Schon diese Tatsache allein genügt, um jeden Zweifel betreffs der morphologischen Gleichwertigkeit dieses Apodermas mit der Haut eines rudimentären Nymphenstadiums zu beseitigen. Er hat indessen diese Auffassung durch einen Vergleich der postembryonalen Entwicklung derjenigen Milben, welche Apodermata aufweisen, mit den entsprechenden Verhältnissen bei Arten ohne Apodermata noch mehr begründet. „Wenn wir die Vorgänge bei *Trombidium, Pterygosoma* und *Pimeliaphilus* mit denjenigen bei *Tetranychus* vergleichen, so fällt es auf", bemerkt er, „dass bei letzterem, der zwei Nymphenstadien durchläuft, kein Apoderma vorhanden ist, während bei ersteren, die nur ein Nymphenstadium durchlaufen, zwei Apodermata zwischen dem Larven- und dem Prosoponstadium eingeschaltet sind" (l. c). Er hebt ferner hervor, „dass auch bei sämtlichen anderen Acaridengruppen, die keine Apodermabildung haben, — — — eine grössere Anzahl Nymphenstadien (2 oder 3) vorhanden sind als bei denjenigen, wo ein Apoderma vorkommt." Dies trifft jedoch nicht immer zu.

Bei dem weiteren Vergleich der postembryonalen Entwicklungsstadien einiger Milbenfamilien hat er gewiss Recht, wenn er von einem Verhalten mit drei freien Nymphenstadien, wie dies tatsächlich noch bei den Oribatiden regelmässig vorkommt, ausgeht. Dieser Vergleich wird aber nicht eingehender durchgeführt, und in der tabellarischen Übersicht (S. 91) hat er die respektiven postembryonalen Stadien in den verschiedenen Milbengruppen zum Teil irrig mit einander homologisiert. Er hat u. a. das Hypopus-Stadium der Tyroglyphinen, bezw. das hypopiale Stadium einiger Vogelsarcoptiden garnicht berücksichtigt. Wir werden später auf diesen Punkt zurückkommen

Ebenso bestimmt, wie Trägårdh's Befund bei *Pimeliaphilus*, spricht die schon vorher hervorgehobene Tatsache, dass bei *Ped. graminum* das freilebende Larvenstadium unter Umständen von einem rudimentären Zustand mit durchaus apodermaähnlicher Haut vertreten werden kann, für die soeben erwähnte Deutung des Apoderma, wonach dasselbe (in der postembryonalen Entwicklung) mit der Chitinhaut eines entsprechenden frei lebenden Jugenstadiums homolog ist.

Der einzige Umstand, welcher anscheinend gegen diese Auffassung von dem Apoderma sprechen könnte, ist, wie dies auch Trägårdh bemerkt (1904, S. 92—93) „die von Henking beschriebene Weise, in der es gebildet werden soll". Ich habe schon

vorher diese Frage erörtert (vgl. oben, S. 136 f.). Die Angabe HENKING's ist schon von KORSCHELT & HEIDER (1892, S. 630) angezweifelt worden. WAGNER (1894, S. 225) und TRÄGÅRDH (1904, S. 93—94) haben verschiedene stringente Gründe vorgeführt, durch welche HENKING's übrigens nicht ganz bestimmt behauptete Angaben entschieden als irrig hervorstehen. Auch meine Befunde bei *Ped. graminum* betreffs der Entstehung des Apoderma sprechen durchaus gegen die Angaben HENKING's und für die hier vertretene Beurteilung des morphologischen Wertes des Apoderma. Die Bildungsweise dieser Haut kann demnach keineswegs als Indizium gegen diese Auffassung gelten. Es dürfte in der Tat kein Zweifel mehr darüber obwalten, dass die Apodermata der Milben, überall wo sie zwischen dem Larven- und dem Prosoponstadium auftreten, rudimentäre Nymphenhäute repräsentieren. Andererseits können aber, wie wir dies weiter unten sehen werden, Nymphenstadien vielfach unterdrückt werden, ohne dass sie in der ontogenetischen Entwicklung von entsprechenden rudimentären Häuten (Apodermata) vertreten zu werden brauchen.

10. Die Hypopus-Frage.

a. Der Hypopus der Tyroglyphinae.

In diesem Zusammenhang mag auch das sogenannte Hypopus-Stadium der *Tyroglyphinae* besprochen werden. Die als *Hypopus*, *Homopus* etc. beschriebenen, durch das Einbüssen der Mundteile und durch die charakteristische, zumeist etwas abgeflachte und öfters dorsal schildförmige Gestalt ausgezeichneten Milbenformen sind von den älteren Autoren sehr verschieden aufgefasst worden. Es ist hier nicht der Platz, auf eine Erörterung aller dieser Deutungen einzugehen. Betreffs mehrerer derselben kann ich mich auf einen blossen Hinweis [1] beschränken, um so eher als MICHAEL (1888 b; 1901) die „Hypopus-Frage" sehr ausführlich behandelt und ein kritisches Exposee der verschiedenen Hypothesen gegeben hat. Einige Arbeiten müssen dagegen auch hier eingehender besprochen werden.

MÉGNIN hat als Erster (1873 a; 1873 b; 1873 c; 1874 b) richtig erkannt, dass der sogenannte Hypopus ein jugendliches Stadium in dem Entwicklungszyklus der Tyroglyphinen [2] bildet, sowie dass dieses Stadium zwischen zwei Nymphenstadien auftritt. Auf Grund gewisser Beobachtungen glaubte er sich ferner zu dem Schlusse berechtigt, dass die junge normale Nymphe sich dann in den ganz abweichend gestalteten Hypopus willkürlich transformieren könnte, wenn ungünstige Verhältnisse (Trockenheit

[1] Man vgl. die Arbeiten von DUGÈS (1834 c, S. 37), GERVAIS (1844, S. 265), DUJARDIN (1849 a; 1849 b), GERLACH (1857), CLAPARÈDE (1869, S 493 ff.), KRAMER (1876 a, S. 43—44), MURRAY (1877, S. 231—251), BERLESE (1881, S. 43—44).

[2] Schon vorher war von CLAPARÈDE (1869) die Zugehörigkeit des Hypopus zu den Tyroglyphen festgestellt worden; von diesem Autor wurde die Hypopus-Form aber irrig als das geschlechtsreife Männchen aufgefasst.

etc.) eintrafen, die sonst für die betreffende Milbe, d. h. in deren anderen Entwicklungsstadien, verhängnisvoll sein würden. Dieser Schluss erschien um so mehr berechtigt, als das Hypopusstadium in der Regel tatsächlich viel widerstandsfähiger als die übrigen Stadien der betreffenden Milben ist. Der Übergang des Hypopus in eine normale Nymphe soll wieder dann vorkommen, wenn günstige Verhältnisse aufs neue eingetreten waren. Zur Beleuchtung seiner Auffassung vom Hypopus mag noch folgender Ausspruch dienen: „En effet, l'enveloppe hypopiale est un véritable habit de voyage que revêtent les nymphes des tyroglyphes, habit qui les rend presque invulnérables, car nous les avons vues faire encore des mouvements après avoir été plongées pendant une demi-heure dans un bain d'essence de térébenthine, l'acaricide par excellence. La cuirasse complète qui couvre entièrement l'hypope, la faculté qu'il a de fermer hermétiquement son ouverture buccale avec sa lèvre comme avec un clapet, la faculté qu'il a de vivre longtemps sans nourriture, expliquent le fait. Pour fuir les endroits désolés par la sécheresse, il a en outre l'instinct et les moyens de se cramponner et d'adhérer solidement par ses ventouses abdominales à tous les êtres, petits ou grands, qui passent à sa portée, et il se laisse ainsi transporter au loin, par eux, comme par un véritable *omnibus*. Nous avons retrouvé ce petit hypope sur les coléoptères et des diptères, parfaits ou à l'état de larve, sur des arachnides (faucheurs, trombidions, gamases, etc.), et surtout sur des myriapodes. Ainsi ce n'est pas un vrai parasite et il n'est pas spécial à tel ou tel insecte, à tel ou tel animal. *Ce n'est autre chose qu'*une nymphe cuirassée, adventive, hétéromorphe *chargée de la conservation et de la dissémination de l'espèce acarienne à laquelle elle appartient*" (1874 b, S. 234).

Die Auffassung von dem angeblichen Einfluss der ungünstigen Verhältnisse auf die Verwandlung der normalen Nymphe in den Hypopus und von der vermuteten ganz zufälligen Natur dieses letzteren Stadiums wird von MÉGNIN mit beinahe denselben Worten in mehreren seiner acarologischen Arbeiten (1873 a; 1873 b; 1873 c; 1892; 1895; vgl. auch 1876 b) wiederholt, und seine Angaben werden auch von einigen anderen Autoren, wie BERLESE (1882 a) [1], HALLER (1880 a; 1880 c; 1881 c) und OUDEMANS (1885) wiedergegeben. So spricht HALLER (1880 c, S. 267) von den „interimistischen und accessorischen Larvenformen von Tyroglyphen" und sagt in einem anderen Aufsatz (1881 c, S. 21), dass die Hypopi „unterbrechen den regelmässigen Entwicklungsgang nur im Notfall, wenn nämlich die Existenzbedingungen für die regelmässig geformten Thiere unmöglich geworden sind". OUDEMANS sagt (l. c., p. 41) in seinem Bestreben, die Acariden in möglichst schroffen Gegensatz zu den übrigen Arachnoiden zu stellen, „man begegnet bei den *Acarina* ein sogenanntes *Hypopus*-stadium, worin sich die Männchen und bisweilen die Weibchen so zu sagen willkürlich metamorphosiren

[1] Zur Beleuchtung der auch in anderer Hinsicht merkwürdigen Auffassung BERLESE's mag folgender Ausspruch angeführt werden: „Da ciò che abbiamo detto possiamo conchiudere, che l'hypopus può essere considerato come un vero uovo, munito di arti e di organi del senso, che gli sono necessarii per portarsi da se solo (senza l'aiuto della madre) sulle sostanze atte a nutrire le larve alle quali esso dà origine" (1882 a, S. 644).

können, und dies selbst mehr als einmal hintereinander [?] thun können. Es ist sogar gelungen die Thierchen zu zwingen sich in einen *Hypopus* zu verwandlen" [1].

Nun ist es aber durch die genauen Beobachtungen und Zuchtversuche mehrerer Autoren zur Evidenz nachgewiesen worden, dass diese Angaben durchaus irrig sind. So heben MICHAEL (1884 b; 1885 c; 1888 b; 1894 a; 1901), MONIEZ (1892), LIGNIÈRES (1893) und JENSEN (1895) nachdrücklich hervor, dass das Transformieren der normalen Nymphe in den Hypopus keineswegs von Trockenheit oder sonstigen ungünstigen Verhältnissen abhängig ist [2], sondern dass diese Verwandlung auch unter den allergünstigsten Bedingungen geschieht; ja MICHAEL (1888 b, S. 297; 1894 a, S. 28; 1901, S. 160) und JENSEN (l. c.) haben sogar ausdrücklich bemerkt, dass je günstiger die Lebensbedingungen waren, in um so grösserem Masse fand der Übergang der normalen Nymphe in den Hypopus statt. MICHAEL hat ferner in sehr plausibler Weise den mutmasslichen Grund angegeben, der MÉGNIN zu seinen irrigen Schlüssen geführt hat. Es ist in der Tat Niemand gelungen, die Milben „zu zwingen sich in einen Hypopus zu verwandeln". Auch die Angaben, es könnte die Tyroglyphennymphe sich willkürlich in den Hypopus verwandeln, ist gänzlich auf die Rechnung der Phantasie MÉGNIN's zu schreiben, und ebenso irrig ist die Behauptung, dass dasselbe Individuum dies „mehr als einmal hinter einander" tun könnte. Durch diese Berichtigungen wird dem Hypopus schon viel seines mystischen Schimmers entkleidet.

Es ist durch die Untersuchungen einiger Acarologen festgestellt worden, dass bei gewissen Tyroglyphinen das Hypopusstadium, anstatt zufälliger Natur zu sein, im Gegenteil ganz regelmässig in der ontogenetischen Entwicklung auftritt. Dies ist z. B. mit *Histiostoma berghii* (nach JENSEN 1895), sowie mit *Trichotarsus ludwigi* und *Tr. osmiae* (nach TROUESSART 1904 a) der Fall. Es scheint aber als ob wenigstens der erste dieser beiden Autoren der Ansicht sein würde, dass das Hypopus-Stadium in die normale Entwicklung der Tyroglyphinen neu hineingeschoben worden sei. So sagt JENSEN (l. c., p. 101): „At den coconboende *Histiostoma* har indskudt Hypopusstadiet som konstant Gjennemgangsled for alle Individer, kan ikke godt opfattes anderledes end som en Tilpasning til de saeregne Forhold, hvorunder den lever: Umuligheden af at opnaa videre Udvikling i den for Aeggehvide tømte Cocon„ [3]. Seiner Ansicht nach ist Hypopus „opstaaet med den Eventualitet for Øje, at ugunstige Forhold, som ville laegge Tyroglyphkolonien øde, kunne intraede" (l. c.) [4]. Und TROUESSART spricht sich folgender-

[1] Auch neuerdings wird der Hypopus von OUDEMANS (1908 a, S. 53) als eine „singular intercalate nymphal state" bezeichnet.

[2] Es ist hier zu bemerken, dass u. a. gerade die beiden Milbenarten (*Histiostoma rostro-serratum* und *Tyroglyphus mycophagus*) deren Studium den Angaben MÉGNIN's zu Grunde lagen, von einigen dieser Autoren in betreffender Hinsicht sorgfältig untersucht worden sind.

[3] Aus dem Dänischen ins Deutsche übersetzt: „Dass die coconbewohnende *Histiostoma* das Hypopusstadium als konstantes Durchgangsglied für alle Individuen eingeschoben hat, kann nicht gut anders aufgefasst werden, als wie eine Anpassung an die eigentümlichen Verhältnisse, unter denen sie lebt: der Unmöglichkeit in dem von Eiweiss entleerten Cocon zur weiteren Entwicklung zu gelangen".

[4] „entstanden mit der Eventualität im Auge, dass ungünstige Verhältnisse, welche die Tyroglyphenkolonie vernichten, eintreten könnten".

massen aus: „On admet généralement que ces deux formes [von Hypopus] sont *adventives*, c'est-à-dire accidentelles et en dehors du cycle évolutif normal de l'espèce“ (1904 a, S. 234). „Ces deux formes“, sagt er ferner (l. c., p. 237) „ne sont pas adventives, mais s'intercalent dans le cycle évolutif de l'espèce aussi régulièrement et aussi constamment que les formes analogues déjà connues dans d'autres groupes (l'oeuf d'hiver du *Phylloxera* par exemple, ou les hypermétamorphoses des *Sitaris*)“. Ob TROUESSART auch das Hypopusstadium als einen Fall von Hypermetamorphose betrachtet, geht indessen nicht aus seinem Ausspruch mit Sicherheit hervor; er hat andererseits die beiden, „Hypope enkysté“ und „Hypope migratile“ (vgl. unten) genannten Hypopusformen auch als „phases normales“ bezeichnet. Als normales Stadium wird der Hypopus ausdrücklich von MICHAEL (1884 b; 1888 b; 1894 a; 1901) und MONIEZ (1892) betrachtet.

Kehren wir wieder zu MÉGNIN zurück! Dieser Autor hat betreffs der Verwandlung des Hypopus (von *Tyroglyphus mycophagus*) folgende Angabe gemacht: „Le nouveau tyroglyphe qui est sorti de l'enveloppe hypopiale a tout à fait la forme et les caractères d'une nymphe octopode, mais il est d'un tiers plus petit que la nymphe qui a donné naissance à l'hypope dont il procède, et il ne porte pas comme celleci des rudiments d'organes sexuels. La transformation hypopiale est donc une rétrogradation, une reculade dans la marche normale du développement individuel . . .“ (1874 b, S. 245). Nach dieser Ausführung MÉGNIN's hat sich KRAMER (1891, S. 11) den Entwicklungsgang, wenn derselbe mit dem Auftreten eines Hypopusstadiums verbunden ist, folgendermassen vorgestellt: „1. Ei; 2. sechsfüssige Larve; 3. erste achtfüssige Nymphe; 4. Hypopus; 5. erste achtfüssige Nymphe; 6. zweite achtfüssige Nymphe; 7. reifes Thier. Es sind die Stadien 4 und 5, welche hierbei neu eintreten, und vor Allem ist es das Stadium 5, welches als Wiederholung des 3. Stadiums anzusehen ist“. BONNET's Ausführungen über den Hypopus sind überaus konfus und nachgerade unbegreiflich. Im Gegensatz zu den Ixodiden findet man nach ihm bei den übrigen Acariden „intercalés entre la forme larvaire et nymphale, ou entre la nymphe et l'adulte, des stades dit *hypopiaux* qui présentent une refonte plus ou moins grande de tout l'organisme. Le nombre de ces hypopiales est assez variable. KRAMER (1891) en signale une chez les *Trombidides* et les *Hydrachnides*, deux chez les *Sarcoptides*, les *Tyroglyphides* et les *Gamasides*, et trois chez les *Oribatides*“ [sic!!!] (BONNET 1907, S. 157—158). Ich muss bekennen, dass ich diesen Ausspruch nicht verstehe. KRAMER ist jedenfalls hierin unschuldig, denn er hat nicht das gesagt, was BONNET ihm aufbürdet.

Die merkwürdigen Angaben MÉGNIN's haben in der Tat lange Zeit das richtige Verständnis des morphologischen Wertes des Hypopusstadiums sehr erschwert. Diese letzten Angaben sind aber ebenfalls durchaus irrig, was durch die Zuchtversuche mehrerer Autoren, wie MICHAEL (1884 b; 1888 b; 1894 a; 1901; 1903), MONIEZ (1892), JENSEN (1895) und auch von mir selbst (nicht publiziert) mit voller Sicherheit hervorgeht. Auch BERLESE (1882/97) hebt nachdrücklich hervor, dass in der betreffenden Entwicklung gar keine Regression vorkommt. Es ist in der Tat die erste normale Nymphe, welche sich in den Hypopus verwandelt; aus dem Hypopus geht dann die zweite normale Nymphe und aus dieser das Prosopon hervor; also handelt es sich hier jedenfalls um eine deutlich pro-

gressive Entwicklung. Wir dürften somit nach diesen positiven Befunden — gerade die beiden MÉGNIN'schen Arten (vgl. oben, S. 155, Fussnote 2) sind wieder in dieser Hinsicht von anderen Autoren bezüglich ihrer postembryonalen Entwicklung untersucht worden — mit Sicherheit behaupten können, dass der von KRAMER nach MÉGNIN vermutete, komplizierte Entwicklungsgang tatsächlich nicht vorkommt, sowie dass, wenigstens in der Regel, das Hypopusstadium zwischen dem 1. und 2. normalen Nymphenstadium auftritt [1].

Hieraus geht also hervor, dass der Hypopus, wie dies schon MÉGNIN erkannte, eine (heteromorphe) Nymphe ist. Bei denjenigen Tyroglyphinen, welche einen Hypopus besitzen, kommen mithin im ganzen drei Nymphenstadien vor, von denen der Hypopus das mittlere darstellt. Wenn wir ferner diese Tatsache mit dem Verhältnis zusammenstellen, dass die Oribatiden, welche meines Erachtens mit den Tyroglyphinen unzweifelhaft nahe verwandt sind (vgl. oben, S. 80 f.), ganz regelmässig drei homomorphe Nymphenstadien aufweisen, so dürften wir zu dem Schlusse berechtigt sein, dass der Hypopus dem mittleren Nymphenstadium der Oribatiden entspricht.

Zur näheren Beurteilung des morphologischen Wertes des Hypopusstadiums dürfte es angebracht sein, den diesbezüglichen Verhältnissen verschiedener Tyroglyphinen eine eingehende vergleichende Betrachtung zu widmen, wobei wir vor allem zu beachten haben, dass der Heteromorphismus dieses Stadiums bei verschiedenen Arten sehr verschiedengradig sein kann, sowie ferner dass sowohl inbezug auf die Regelmässigkeit im ontogenetischen Auftreten des Hypopus als auch betreffs des aktiven Zustandes desselben grosse Schwankungen obwalten können.

Gehen wir z. B. von *Histiogaster entomophagus* LAB. (= *Tyroglyphus malus* LIGN.) aus. Bei dieser Art weicht der Hypopus — abgesehen von dem Einbüssen der Mundteile und dem Vorhandensein besonderer Haftorgane, Eigenschaften welche den Hypopi als allgemeine Charaktere [2] zukommen — nur verhältnismässig wenig von den übrigen Stadien ab (vgl. LIGNIÈRES 1893). Bei anderen, wie *Hericia robini* CAN., *Tyroglyphus longior* GERV. etc. ist schon der Heteromorphismus des Hypopus bedeutend grösser; es lassen sich jedoch zwischen ihm und den übrigen jugendlichen Stadien noch gewisse habituelle Übereinstimmungen erkennen (vgl. MICHAEL, 1903). Bei vielen Arten, wie bei *Histiostoma*-Arten, *Trichotarsus osmiae* DUF., *Histiogaster corticalis* MICH., *Rhizoglyphus agilis* MICH., *Tyroglyphus heterocomus* MICH., *T. mycophagus* MÉGN., und mehreren anderen, sind dagegen die Unterschiede zwischen den normal gestalteten Stadien und dem betreffenden Hypopus schon sehr erheblich (vgl. u. A. MICHAEL 1901;

---

[1] Betreffs einer abweichenden Angabe TROUESSART's siehe unten, S. 161 Fussnote.

[2] Diese Haftorgane treten ventral auf dem hinteren Teil des Opisthosoma entweder in Form von Saugscheiben (Mehrzahl der Hypopi, „the ordinary *Hypopus*-type" [MICHAEL 1901, S. 162]) oder in Gestalt einer beiderseits von Chitinplatten begrenztcn longitudinalen, als Klammerorgan dienenden Furche („the *Homopus*-type") auf. Der Hypopus von *Trichotarsus* („the *Trichodactylus*- or *Trichotarsus*-type", Textfig. 12, S. 160) hat ausser der ventralen Saugscheibe in den ausserordentlich kräftigen, stark gekrümmten Klauen der drei ersten Beinpaare vorzügliche Klammerorgane. Der als *Acotyledon paradoxa* von OUDEMANS (1903 a, S. 147—148) beschriebene Hypopus, welcher sonst dem „ordinary Hypopus-type" angehört, entbehrt indessen aller spezifischen Organe; bei ihm sind dagegen die lateralen Ränder des Rückenschildes stark ventrad umgebogen; „probably this is an instrument to fix on a smooth surface firmly" (OUDEMANS, l. c.).

1903). Noch grösser ist aber der Heteromorphismus des Hypopus bei einer von mir entdeckten, noch unbeschriebenen *Aleurobius*-Art, sowie namentlich bei gewissen *Trichotarsus*- und *Glycyphagus*-Arten, die mehr oder weniger rudimentäre Hypopi besitzen. Wir werden später auf diese letzteren zurückkommen.

Wie schon vorher angedeutet, bildet der Hypopus keineswegs ein notwendiges Stadium in der ontogenetischen Entwicklung aller Tyroglyphinen. In dieser Hinsicht finden sich Unterschiede nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art. Bei *Histiostoma berghii* Jens. durchläuft nach Jensen (1895, S. 100) jedes Individuum das Hypopusstadium, und dies scheint nach Trouessart (1904 a) auch mit *Trichotarsus ludwigi* Trouess. und *Tr. osmiae* Duf. der Fall zu sein. Die Hypopi von *Histiogaster corticalis* Mich., *Rhizoglyphus echinopus* Fum. & Rob., und *Tyroglyphus mycophagus* Mégn. sind zwar oft in grosser Anzahl vorhanden, was auf ein entsprechend häufiges Durchlaufen dieses Stadiums hindeutet; bei diesen Arten ist aber das Hypopusstadium keineswegs obligatorisch, sondern es gibt nicht selten Individuen, in deren ontogenetischem Entwicklungsverlauf dieses Stadium übersprungen wird (vgl. Michael 1884 b; 1885 c; 1901; 1903). Bei anderen, wie *Glycyphagus spinipes* Koch und *Gl. domesticus* (De Geer), scheint die Mehrzahl der Individuen sich ohne Hypopus und nur eine verhältnismässig geringe Anzahl mit dem genannten Stadium sich zu entwickeln (Michael 1888 b; 1894; 1901). Noch andere, wie *Histiogaster entomophagus* Lab. (*Tyroglyphus malus* Lign.), *Tyroglyphus longior* Gerv. und *Aleurobius farinae* Koch, entwickeln sich fast stets ohne Hypopus; ein solches Stadium ist in der Tat bei diesen Milben nur in äusserst wenigen Fällen beobachtet worden (vgl. Lignières, 1893; Michael, 1903). Bei wieder anderen, wie *Tyroglyphus siro* (Linn.) Gerv., *Glycyphagus palmifer* (Fum. & Rob.), *Gl. plumiger* Koch, *Gl. canestrinii* Arm. [1], sowie bei verschiedenen anderen Tyroglyphinen, ist noch nie das Hypopusstadium beobachtet worden (vgl. Michael 1884 b; 1901; 1903); namentlich die erstgenannte Art, die gemeine Käsemilbe, ist ja von mehreren Autoren zu Tausenden gezüchtet worden.

Nach Lignières (1893) ist der Hypopus von *Histiogaster entomophagus* sehr aktiv, sogar viel beweglicher als die übrigen Entwicklungsstadien, und dies trifft für die Hypopi vieler anderer Arten zu. Andererseits ist aber bei einigen Tyroglyphinen die Beweglichkeit des Hypopus eine sehr minimale. Dies ist z. B. mit demjenigen der von mir gezüchteten *Aleurobius*-Art der Fall. Zwar waren die acht von mir gefundenen Hypopi sämtlich aus der Nymphenhaut ausgekrochen, sie entfernten sich aber höchstens nur einige Millimeter von dieser und lagen dann mehrere Tage hindurch auf derselben Stelle fast unbeweglich; in einem Fall blieb die Nymphenhaut sogar noch zum Teil an dem Hypopuskörper anhaftend. Bei gelinder Berührung bewegten sie nur langsam ihre Extremitäten, was jedenfalls bewies, dass sie sich dann nicht in einem Erstarrungszustand befanden; dieser trat in der Tat viel später ein, erst kurze Zeit be-

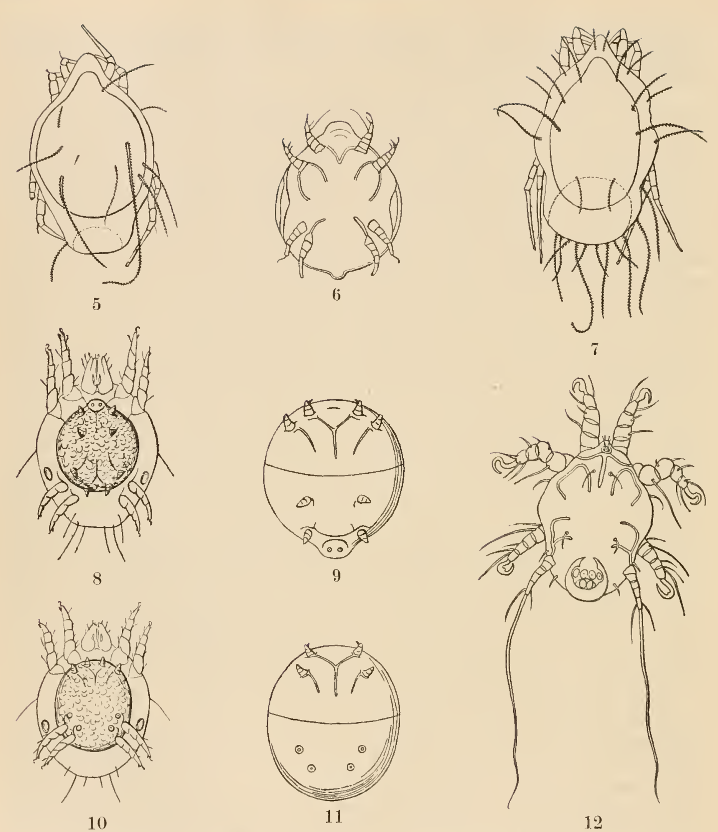
[1] Oudemans hat (1903, S. 8) für diese *Glycyphagus*-Arten ein neues Genus, *Glycyborus*, errichtet.

vor sie sich in die zweite normale Nymphe umwandelten. Die Extremitäten dieses Hypopus sind im Verhältnis zu dem plumpen Körper sehr kurz, besitzen aber noch die gewöhnliche Anzahl von Gliedern.

Eine noch geringere Aktivität zeigt der Hypopus von *Glycyphagus spinipes.* Nach MICHAEL (1888 b; 1901) schlüpft dieser Hypopus überhaupt nicht aus der Nymphenhaut aus, sondern bleibt in der Regel dauernd von derselben umschlossen. Gelegentlich von der Nymphenhaut befreit, besitzt er nicht die Fähigkeit sich fortzubewegen, sondern zeigt höchstens nur geringe Bewegungen der schwach, aber sonst noch ziemlich regelmässig ausgebildeten Extremitäten; von den mutmasslich einst vorhandenen Saugwarzen sind keine Spuren mehr nach (Textfigg. 5, 6, S. 160). Bei *Aleurobius* sp. und *Glycyphagus spinipes* hat der Hypopus somit schon seine mutmasslich ursprüngliche Rolle, die Verbreitung der Art zu erleichtern (vgl. HALLER 1880 a, S. 17; MICHAEL 1884 b, 1888 b, 1901; TROUESSART 1904 a), aufgegeben und weist offenbar ein auf Rückbildung hindeutendes Verhalten auf. Diese Rückbildung ist bei den „encystierten“ Hypopi von *Trichotarsus ludwigi* und *Tr. osmiae* noch weiter gegangen. Es mag hier vorläufig bemerkt werden, dass diese beiden Arten zwei verschiedene Hypopus-Formen besitzen können: eine freilebende, aktive (Textfig. 12) und eine rudimentäre, dauernd in der Nymphenhaut eingeschlossene; jene Form wird von TROUESSART (1904 a) „hypope migratile“, diese „hypope enkysté“ genannt. „L'hypope enkysté est une forme d'*hibernation*, l'hypope migratile une forme de *dissémination*“. Beide Hypopus-Formen können im Winter gleichzeitig in einer Kolonie der betreffenden Milbenart vorkommen. Der „encystierte“ Hypopus von *Trichotarsus ludwigi* zeigt einen deutlich rudimentären Zustand: die Körperform ist fast kreisrund; die Chitinhaut ist sehr dünn; die Extremitäten, welche noch sämtlich vorhanden sind, haben die Gestalt dreigliedriger, sehr kurzer, kegelförmiger Stummeln; am Hinterende befinden sich zwei Saugwarzen (Textfigg. 8, 9)[1]. Noch mehr verkümmert erweist sich der „encystierte“ Hypopus von *Tr. osmiae.* Hier finden sich mehr nur die beiden vordersten Extremitätenpaare und zwar in etwa gleich rudimentären Zustand wie bei *Tr. ludwigi*, während die beiden hinteren Extremitätenpaare dagegen zu flachen, saugwarzenartigen Gebilden herabgesunken sind; die caudalen Saugwarzen sind verschwunden (Textfigg. 10, 11).

Hiermit wird aber noch nicht das Endpunkt der Rückbildung des Hypopus erreicht. Diesen zeigt uns der in der Nymphenhaut dauernd eingeschlossene Hypopus von *Glycyphagus domesticus* (Textfig. 7), welcher ein ovales, etwas dorsoventral zusammengedrücktes, vorn schwach verjüngtes, sackförmiges Gebilde ohne die geringsten Spuren von Extremitäten oder sonstigen äusseren Organen darstellt. Die Chitinhaut besteht aus einer äusserst dünnen, durchsichtigen, fast strukturlosen Membran, welche

[1] Dieser Hypopus zeichnet sich nach TROUESSART durch die merkwürdige Eigentümlichkeit aus, dass „dès qu'il est isolé de la peau qui forme son kyste, et recouvert seulement d'une cuticule très mince, l'hypope se retourne bout pour bout, et se place dans la position de l'embryon chez les Acariens vivipares. Il se fixe alors par ses ventouses à la région sternale du kyste“ (l. c., p. 236). Hierdurch kommt also sein caudales Ende in die ursprüngliche Lage des oralen (vgl. Textfigg. 8 und 9, S. 160).



Textfigg. 5—12. Verschiedene Hypopusformen. Fig. 5. *Glycyphagus spinipes*, Hypopus in der Nymphenhaut eingeschlossen („encystiert"), Dorsalansicht. — Fig. 6. Derselbe herauspräpariert, Ventralansicht. — Fig. 7. *Gl. domesticus*, Hypopus in der Nymphenhaut eingeschlossen, Dorsalansicht; in der Ventralansicht hat der Hypopus ganz dasselbe, sackförmige, extremitätenlose Aussehen. Die gefiederten Haare in den Figg. 5 und 7 gehören der Nymphenhaut zu. — Fig. 8. *Trichotarsus ludwigi*, Hypopus encystiert. — Fig. 9. Derselbe isoliert, umgekehrt und stärker vergrössert. — Fig. 10. *Tr. osmiae*, Hypopus encystiert. — Fig. 11. Derselbe isoliert und stärker vergrössert. Fig. 12. *Tr. osmiae*, freilebender Hypopus. Figg. 8—12 Ventralansicht. — Figg. 5—7 nach Michael (1901), Figg. 8—11 nach Trouessart (1904 a), Fig. 12 nach Michael (1903).

mitunter nur eine schwache Querlinie aufweist, wodurch die Grenze zwischen dem Proterosoma und Hysterosoma angedeutet wird. Diesen rudimentären Hypopus hatte schon Mégnin (1886, S. 1271; vgl. auch 1889 und 1895, S. 475, Fig. 82 a) beobachtet, ohne indessen in der von ihm beschriebenen „kyste de conservation" den Hypopus zu erkennen. Es gebührt Michael (1888 b; vgl. auch 1894, S. 29; 1901, S. 168 ff.) das Verdienst, den rudimentären Zustand des Hypopus zuerst nachgewiesen zu haben. Auch ich habe zahlreiche Exemplare dieses rudimentären Hypopus von *Glyc. domesticus* beobachtet [1].

Überblicken wir noch einmal die soeben dargelegten Tatsachen, so ergibt sich also Folgendes: Innerhalb der Subfamilie der *Tyroglyphinae* kann von einem, von der normalen Form noch verhältnismässig wenig abweichenden Zustand aus, ein immer mehr zunehmender Heteromorphismus des Hypopus bemerkt werden. Inbezug auf das Erscheinen des Hypopusstadiums in der ontogenetischen Entwicklung werden beinahe sämtliche Stufen, von dem durchaus regelmässigen und obligatorischen zu einem sehr seltenen Auftreten, ja bis zu völliger Unterdrückung dieses Stadiums vertreten. Auch hinsichtlich der Aktivität des Hypopusstadiums finden sich allmähliche Übergänge von einem sehr lebhaft beweglichen zu dem ganz regungslosen und durchaus passiven Verhalten. Wir können in der Tat eine stufenweise Rückbildung des Hypopus bis zu dem sackförmigen, völlig rudimentären, in der Nymphenhaut dauernd eingeschlossenen Zustand bei *Glycyphagus domesticus* verfolgen.

Obgleich diese Erscheinungen nicht stets parallel verlaufen, bezw. die einzelnen Stufen nicht immer mit einander coincidieren, so dürften sie dennoch zusammengenommen

---

[1] Nach Trouessart (1904 b) soll der encystierte Hypopus von *Trichotarsus* sich innerhalb der Haut der zweiten normalen Nymphe bilden. Ein solches Verhältnis stände aber in schroffem Gegensatz zu sämtlichen sonst bekannten, durch Zuchtversuche tatsächlich kontrollierten Fällen, wo ein Hypopus freilebend oder „encystiert" vorkommt. So lange Trouessart nicht durch Zucht den ganzen, ununterbrochenen Entwicklungsgang der *Trichotarsus*-Arten verfolgt und hierdurch unzweideutige Beweise seiner Angabe vorgebracht hat, muss ich, in Anbetracht des genannten Widerspruches, mich vorläufig dieser seinen Behauptung gegenüber etwas skeptisch verhalten, um so mehr als nach Michael (1903) wenigstens der freilebende Hypopus von *Tr. osmiae*, soweit bekannt, sich in betreffender Hinsicht ganz wie die Hypopi der übrigen Tyroglyphinen verhält. Es erscheint doch wenig mutmasslich, dass der Hypopus bei derselben Milbenart ein verschiedenes Entwicklungsstadium repräsentieren würde. Auch bei seinen Spekulationen über die mutmassliche Bedeutung des encystierten Hypopus (als Überwinterungscyste) geht Trouessart von einer unrichtigen Voraussetzung aus. Er beruft sich hier auf die Angaben Michael's (1888 b) betreffs der Entwicklung jener *Glycyphagus*-Arten mit encystiertem Hypopus, nach denen diese Hypopi nur in der ontogenetischen Entwicklung der weiblichen Individuen auftreten würden. Aus Michael's Darstellung geht nun aber keineswegs unzweideutig hervor, dass es sich so verhalten sollte, und ich habe bei *Gl. domesticus* tatsächlich konstatieren können, dass auch männliche Individuen dieses rudimentäre Hypopusstadium durchlaufen können. Da hierzu kommt, dass Michael solche rudimentäre Hypopi im Hochsommer (30. Juli; vgl. l. c., p. 290) ebensogut wie im Winter angetroffen hat, so werden die Prämissen der weiteren Deduktionen Trouessart's entkräftigt. Wir können demnach nicht ohne weiteres seine Erklärung gutheissen, dass der encystierte Hypopus von *Trichotarsus* nur im weiblichen Geschlecht vorkäme, bevor er diese Angabe durch Zuchtversuche bewiesen hat. Jeder Vergleich mit den Überwinterungsverhältnissen der Aphiden muss deshalb noch als verfrüht betrachtet werden. Trouessart gibt jedoch selbst zu, dass seine Spekulationen hypothetischer Art sind. Es mag noch bemerkt werden, dass Michael an der von Trouessart zitierten Stelle (Michael 1901, S. 159—161) garnicht vom Hypopus des *Trichotarsus osmiae*, wie man es aus dem Text Trouessart's sich vorstellen muss, sondern von denen ganz anderer Tyroglyphinengattungen spricht.

einige Gesichtspunkte gewähren, die geeignet sind, einiges Licht auf das Hypopusstadium zu werfen. Es scheint mir nämlich, dass wir auf Grund der genannten und der übrigen uns zur Zeit bekannten diesbezüglichen Verhältnisse, das Hypopusstadium betreffend, innerhalb der *Tyroglyphinae* etwa den folgenden mutmasslichen Entwicklungsgang uns vorstellen können.

Bei den gemeinsamen Vorfahren der Tyroglyphinen und Oribatiden traten, wie gegenwärtig noch bei diesen letzteren, in der Ontogenese regelmässig drei homomorphe Nymphenstadien auf. Nach der Abtrennung des Oribatidenzweiges von dem gemeinsamen Stamme machten sich innerhalb der *Tyroglyphinae* aus Ursachen, die sich allerdings vorläufig unserer Beurteilung entziehen, betreffs des mittleren Nymphenstadiums, zunächst in ökologischer Hinsicht, gewisse Veränderungen geltend, indem vor allem dieses Stadium zur Verbreitung der Art in Anspruch genommen wurde. Im Anschluss an diese besondere Funktion und dadurch bedingt, traten allmählich auch morphologische Modifikationen auf, die im Laufe zahlloser Generationen nach gewisser Richtung hin immer mehr verstärkt und durch homochrone Vererbung befestigt wurden. Die Verbreitung der Art durch die genannte Nymphe wird dadurch vermittelt, dass diese sich verschiedener anderer, zumeist durch schnellere Beweglichkeit sich auszeichnender Tiere, wie dies MÉGNIN so treffend bemerkt (vgl. oben, S. 154) als Omnibus bedienen. Um sich an diese Tiere während des Transportes möglichst gut befestigen zu können, erwarb die betreffende Nymphe besondere Haftorgane, die je nach den verschiedenen Verhältnissen eine verschiedene Gestalt und Ausbildung erhielten. So entstand die Saugscheibe des eigentlichen *Hypopus*-Typus, die zum Anheften an glatte Flächen, wie die Chitinhaut der Myriopoden, Coleopteren etc. ausserordentlich gut geeignet ist, so die von Chitinplatten oder Leisten verstärkte hintere ventrale Längsfurche des auf Säugern angetroffenen *Homopus*-Typus, welche Einrichtung an das Umfassen des Haares der betreffenden Tiere angepasst worden ist, so auch die kräftigen, stark gekrümmten und ausgezeichnete Klammerwerkzeuge darstellenden Klauen der drei vordersten Extremitätenpaare des auf stark behaarten Insekten (Bienen) vorkommenden *Trichotarsus*-Typus (vgl. S. 160, Textfig. 12) [1]. Weil die betreffende Nymphe, an dem resp. Tragtiere befestigt, von ihrer ursprünglichen Wohnstätte entfernt wurde und in durchaus veränderte Lebensverhältnisse geriet, unter denen sie keine passende Nahrung erhielt, und sie zudem während des Transportes der Trockenheit, ja öfters sogar — z. B. an herumfliegenden Insekten befestigt — dem sonst verhängnisvollen direkten Sonnenschein ausgesetzt wurde, wurden ihre Mundteile rückgebildet und sie bekam daneben meistens eine härtere und gegen äussere Einflüsse sehr resistente, ventral abgeflachte und oft seitlich panzerförmig ausgebreitete, schützende Chitinbedeckung, wie eine solche auch gewisse andere, unter etwa ähnlichen Bedingungen lebende Acariden aufweisen. Auf diese Weise ist das ursprünglich homomorphe mittlere Nymphenstadium im Vergleich mit den übri-

[1] Gerade bezüglich der Haft- oder Klammerwerkzeuge herrscht auch bei vielen ektoparasitischen und sogar nahe verwandten Milben eine sehr grosse Mannigfaltigkeit, so dass die Hypopi hierin keineswegs vereinzelt dastehen. Man vgl. z. B. CLAPARÈDE (1869, S. 535 ff.) und TROUESSART (1893 a, S. 699 f.).

gen beiden Nymphenstadien immer mehr heteromorph geworden und stellt das jetzige Hypopusstadium dar.

Der Umstand, dass sämtliche übrigen Entwicklungsstadien, auch die aus dem Hypopus hervorgehende Nymphe, fortwährend unter den für die betreffende Milbenart normalen Existenzbedingungen leben und nur der Hypopus allein in ganz abweichende Verhältnisse versetzt worden ist, im Verein mit den Erscheinungen der homochronen Vererbung (Haeckel 1866) erklärt, dass die Ökologismen (Detto 1904), welche dem Hypopusstadium eigen sind, nicht auf die übrigen Entwicklungsstadien übertragen worden sind. Wir haben hier in gewisser Hinsicht ein Gegenstück zu dem Verhalten der Insekten mit vollkommener Verwandlung, deren verschiedene Entwicklungsstände unter verschiedenen ökologischen Verhältnissen leben, wie z. B. die Lepidopteren. Hier wie dort kann, infolge der grundverschiedenen Existenzbedingungen, der einzelne Entwicklungsstand (Raupe; Hypopus) sich unabhängig nach beliebiger Richtung hin abändern, ohne dass dadurch eine entsprechende Veränderung auf den anderen Entwicklungsstand (Imago; die übrigen Stadien der Milbe) übertragen werden muss. Boas hat (1899 a, 1899 b; vgl. auch Schindler, 1902) gerade dieses Verhältnis für die holometabolen Insekten nachdrücklich hervorgehoben, und obgleich wir keineswegs in jeder Hinsicht, so betreffs selbst der Ökogenesen, diese Erscheinungen der beiden Tiergruppen direkt mit einander vergleichen können, so dürften dennoch die nämlichen Gesichtspunkte auch auf die hypopialen Verhältnisse der Tyroglyphinen Bezug haben.

Bei den Acariden macht sich, wie wir dies weiter unten finden werden, recht allgemein eine Neigung zur Abkürzung der ontogenetischen Entwicklung durch Unterdrückung einzelner Stadien geltend. Aus den oben dargelegten Tatsachen scheint mir hervorzugehen, dass eine solche Neigung auch bei den Tyroglyphinen vorkommt. In dieser Milbengruppe ist es, wie wir gesehen haben, vor allem das mittlere (2.) Nymphenstadium, welches von den veränderten äusseren Faktoren beeinflusst worden ist; dieses Stadium ist, so zu sagen, aus seiner ursprünglich stabilen Position in der ontogenetischen Entwicklungsreihe gerückt und dann mehr oder weniger in Schwankung gebracht worden. Es ist daher garnicht zu verwundern, dass in erster Linie gerade dieses Stadium auf jene Neigung reagiert. Diese Reaktion ist nun zwar eine verschiedene, als gemeinsames Merkmal ergibt sich jedoch, dass der Hypopus in den betreffenden Fällen überhaupt seine Bedeutung als Verbreiter der Art eingebüsst hat. Dass dem so ist, scheint daraus hervorzugehen, dass das Hypopusstadium in einer oder anderer Hinsicht vorwiegend gerade bei denjenigen Arten alteriert worden ist, welche unter Verhältnissen leben, wo ihnen ein Überfluss an Nahrung zu Gebote steht und das genannte Stadium demgemäss in jener Hinsicht so ziemlich unnütz geworden ist.

In vielen Fällen scheint das Hypopusstadium mehr oder weniger direkt und unvermittelt aus der Entwicklungsreihe der postembryonalen Stadien weggefallen zu sein, in anderen Fällen dagegen war eine mehr allmähliche Rückbildung dieses Stadiums bemerkbar. Bei einigen Arten kommt nämlich, wie vorher erwähnt, das Hypopusstadium überhaupt gar nicht mehr vor, indem auch keine rudimentären Reste desselben vorhanden sind; bei anderen tritt der Hypopus mehr oder weniger selten auf und wenn er vor-

handen ist, kann er sich als ein durchaus aktiver und sogar verhältnismässig wenig heteromorpher dokumentieren (z. B. bei *Histiogaster entomophagus*). Mit Rücksicht darauf, dass also bei einer und derselben Art einige Individuen das Hypopusstadium durchlaufen, andere nicht, und weil diese letzteren ebenfalls keine rudimentären Reste des genannten Stadiums aufweisen, dürfte der Schluss berechtigt sein, dass auch diejenigen Arten, welche jetzt gar kein Hypopusstadium haben, aller Wahrscheinlichkeit nach einst ein solches (oder doch ein entsprechendes Nymphenstadium) besessen haben, um so mehr, als wir ja innerhalb der Tyroglyphinen eine ganz stufenweise Abnahme der Frequenz des Hypopusstadiums bemerken können, die unzweideutig auf ein allmähliches Erlöschen dieses Stadiums bei den betreffenden Arten hindeutet.

In der Tat, erst durch diese Annahme wird das soeben erwähnte, sonst unerklärliche und anscheinend durchaus willkürliche Verhältnis, dass bei einer und derselben Milbenart unabhängig von dem Geschlecht [1] und unter völlig gleichen Existenzbedingungen das Hypopusstadium in der Ontogenese einiger Individuen auftritt, in derjenigen anderer ausbleibt, einigermassen verständlich. Wir dürften nämlich aller Wahrscheinlichkeit nach diese Tatsache dahin beurteilen, dass das Hypopusstadium, überhaupt hinsichtlich seiner Existenz in Schwankung gebracht (vgl. oben, S. 163), bei den betreffenden Milbenarten gegenwärtig eben im Begriff ist, als selbständiges ontogenetisches Stadium unterdrückt zu werden. Bei einigen Arten ist diese Erscheinung noch im ersten Beginn, bei anderen schon weit vorgeschritten, daher die grössere Frequenz des Hypopus bei jenen, die geringere bei diesen. Wir dürfen wohl voraussetzen, dass sämtliche Individuen bezüglich ihrer Konstitution nicht einander völlig gleich sind, sondern dass auch hier individuelle Unterschiede vorkommen können. Einige Individuen reagieren gegen den Einfluss eines gegebenen Faktors leichter und stärker, bei anderen dagegen dürfte die konstitutionelle Imprägnation fester eingeprägt worden sein; jene haben schon das Hypopusstadium aufgegeben, diese halten noch zähe an den alten Verhältnissen fest. Die oben bemerkte Tatsache, dass bei einigen Arten das Hypopusstadium im grossen ganzen schon fast gänzlich unterdrückt worden ist, so dass unter vielen Tausenden von Individuen nur ganz vereinzelte dieses Stadium durchlaufen (wie z. B. bei *Tyroglyphus longior*), ist von diesem Gesichtspunkte aus erklärlich; es handelt sich in den betreffenden seltenen Fällen um einen Atavismus. Ein kleiner Schritt weiter nach derselben Richtung hin und das Hypopusstadium ist definitiv erloschen. Es mag in diesem Zusammenhang bemerkt werden, dass in gewissen Milbengruppen bei derselben Art ebenfalls einige Individuen, hier jedoch nur die Männchen, ein Nymphenstadium weniger als ihre weiblichen Genossen durchlaufen. Auf Grund verschiedener Tatsachen müssen wir jedoch annehmen, dass auch diese Männchen ursprünglich dieselbe Anzahl von Nymphenstadien, wie die Weibchen, besassen haben. Auch hier ist also ein Nymphenstadium, in anderen Fällen sogar deren mehrere, aus der ontogenetischen Entwicklungsreihe weggefallen, ohne dass irgendwelche rudimentäre Reste der betreffenden Stadien sich nach-

[1] Dies ist durch zahlreiche Zuchtversuche verschiedener Autoren zur Evidenz bewiesen.

weisen lassen. Mit dieser Tatsache verglichen erscheint der Wegfall des Hypopusstadiums weniger befremdend.

Bei einigen Tyroglyphinen (*Aleurobius* sp., *Trichotarsus*- und *Glycyphagus*-Arten) hat, wie vorher erwähnt, der Hypopus eine mehr oder weniger vorgeschrittene Rückbildung erfahren. Von besonderem Interesse sind die beiden letztgenannten Gattungen. Der Umstand, dass dieselbe *Trichotarsus*-Art sowohl einen freilebenden, gut ausgebildeten und aktiven, als auch einen sehr rudimentären Hypopus besitzen kann (vgl. oben, S. 159, 160), ist sehr lehrreich, denn daraus geht hervor, wie leicht die Rückbildung dieses Stadiums tatsächlich zustande kommen kann. Diese doppelte Hypopusform bildet gewissermassen ein Gegenstück zu dem Verhalten von *Pediculopsis*, wo das Larvenstadium ebenfalls entweder ganz normal oder auch stark rückgebildet sein kann, und zwar befindet sich in beiden Fällen die rudimentäre Form in „encystiertem„ Zustand. Die bewirkenden Faktoren sind nur ganz verschiedenartig; bei *Pediculopsis* handelt es sich um eine von dem reichlichen Nahrungsvorrat bedingte Verlängerung der Embryonalperiode, bei *Trichotarsus* nach Trouessart (1904 a) um eine Vorrichtung zum Sicherstellen der Art gegen die Misslichkeiten des Überwinterns. Die hypopialen Verhältnisse von *Glycyphagus spinipes* und *Gl. domesticus* sind nicht weniger bemerkenswert. Bei jener Art ist der Hypopus allem Anschein nach sozusagen gegenwärtig eben im Begriff von dem freilebenden zu einem „encystierten“ Zustand zu übergehen (vgl. oben, S. 159). Bei *Gl. domesticus* ist diese Rückbildung so weit gegangen, dass der in der Nymphenhaut dauernd eingeschlossene Hypopus schlechthin nur von einer zarten sackförmigen Membran umgeschlossen ist (vgl. S. 159—161). Zwischen den Hypopi von *Glycyphagus spinipes* und *Gl. domesticus* bilden in morphologischer Hinsicht sehr schöne Übergänge die „encystierten“ Hypopi von *Trichotarsus ludwigi* und *Tr. osmiae* (vgl. S. 159, 160).

Auf Grund aller jetzt vorgeführten Tatsachen dürfte es kaum einem Zweifel unterliegen, dass die soeben besprochenen „encystierten“ Hypopi wirklich rudimentäre Formen darstellen, dass es sich um eine Rückbildung, namentlich bei *Glycyphagus domesticus* um einen morphologisch im Erlöschen begriffenen Zustand des Hypopusstadiums handelt. Diese Auffassung ist schon von Michael ausgesprochen worden: „thus the Hypopal stage appears to be dying out here [bei *Glyc. spinipes*] and in *G. domesticus* it seems to have become even more vestigial“ (1894, S. 29). Und in einer anderen Arbeit (1901, S. 168) spricht er von „the rudimentary, probably rather expiring than nascent, condition of the hypopial stage in some of the common species of *Glycyphagus*“ (vgl. auch 1888 b). Diese Schlussfolgerung ergibt sich in der Tat als ganz selbstverständlich und ich hätte mich mit dieser Frage nicht weiter aufgehalten, wenn nicht Jensen (1895) eine ganz entgegengesetzte Ansicht vorgeführt hätte. Dieser Autor erblickt nämlich in der unvollkommenen Gestalt der genannten *Glycyphagus*-Hypopi die primäre Form des Hypopus, welches Stadium neu hineingeschoben worden sei (vgl. oben, S. 155) um die Erhaltung der Art zu sichern. Ich gebe hier zum Teil seine diesbezüglichen Auseinandersetzungen in Übersetzung vom Dänischen wieder: „Von dem mehr oder weniger rudimentären *Glycyphagus*-Hypopus ist die Natur einen Schritt weiter ge-

gangen, hat dem *Tyroglyphus* und den nahe stehenden Gattungen einen Hypopus gegeben, der sich von der Nymphenhaut vollständig freimacht, gut entwickelte Extremitäten besitzt und aktiver Bewegung fähig ist; er bekommt sogar kräftige Haftwerkzeuge, wird an eine temporär pseudoparasitische Lebensweise angepasst, um die Art noch weiter verbreiten zu können. Alles dies gibt ihm ein so markantes Gepräge, dass die ebenso wichtige Aufgabe, die Art unter ungünstigen Verhältnissen zu bewahren, so zu sagen maskiert wird. . . . Die Erhaltung und Verbreitung der Art geht hier Hand in Hand; der Hypopus ist auf ungeheuerliche Weise in den Stand gesetzt, die beiden Aufgaben zu lösen" (S. 100). Ich vermute, dass Jensen's Ansicht betreffs des Ursprungs des Hypopusstadiums seitens der Morphologen wenig Anklang finden wird; sie erscheint mir ebenso verkehrt, als ob man bei *Ped. graminum* das rudimentäre Larvenstadium als die primäre, die völlig entwickelte, freilebende Larve als die sekundäre Form betrachten würde.

Gehen wir dagegen, wie wir dies oben getan haben, von einer ursprünglich normalen und homomorphen, dem mittleren Nymphenstadium der Oribatiden entsprechenden Nymphe aus, so fällt vieles des sonst Ungeheuerlichen weg. Wir brauchen gar kein neu hineingeschobenes Stadium anzunehmen; nach unserer Anschauung liegt der Entstehung des Hypopusstadiums von vorn herein ein plastisches Substrat, ein schon vorhandenes Nymphenstadium, zu Grunde. Wir können ungezwungen und logisch die verschiedenen, auf den ersten Blick ganz verwirrenden Veränderungen und Gestaltungen des Hypopus erklären oder doch verständlich machen und wir finden zum Teil bei anderen Milbengruppen analoge Verhältnisse, die in hohem Grade geeignet sind, die hier vertretene Auffassung zu stützen.

Von diesem Gesichtspunkte aus gewinnt auch der sackförmige Hypopus von *Glycyphagus domesticus* ein ganz besonderes Interesse. Wir haben hierin ein rückgebildetes postembryonales Stadium zu erblicken und wir können folgerichtig die sackförmige dünne Membran des in der Nymphenhaut eingeschlossenen rudimentären Hypopus tatsächlich als eine Art von Apoderma betrachten. Wie bei gewissen anderen Acariden innerhalb der Nymphenhaut ein vom Apoderma umgegebenes Stadium gebildet wird und dann innerhalb des Apoderma ein weiteres Stadium sich entwickelt, das von den beiden umschliessenden Häuten (Apoderma, Nymphenhaut) ausschlüpft, ganz so verhält es sich auch bei der genannten *Glycyphagus*-Art. Der einzige wesentliche Unterschied, der jedoch von keiner prinzipieller Bedeutung ist, besteht darin, dass bei den anderen Acariden eine normale, bei *Gl. domesticus* eine anormale Nymphe (Hypopus) das vom Apoderma umgebene Stadium repräsentiert. Die Tyroglyphinen bieten also den recht interessanten Anblick, dass wir so zu sagen vor unseren Augen den phylogenetischen Übergang der Nymphe (Hypopus) in einen apodermalen Zustand stufenweise (z. B. durch folgende Etappen: Hypopi von *Histiogaster entomophagus*, *Tyroglyphus longior*, *Aleurobius* sp., *Glycyphagus spinipes*, *Trichotarsus ludwigi*, *Tr. osmiae*, *Glyc. domesticus*) verfolgen können. Auch diese Erscheinung spricht für die Richtigkeit der Auffassung der Apodermata als Häute rückgebildeter Entwicklungsstadien.

Es wurde oben bemerkt, dass sämtlichen Hypopi das Einbüssen der Mundteile

und der Mundöffnung als gemeinsamer Charakter zukommt. Das Verhalten von *Ped. graminum,* wo das männliche Prosopon ebenfalls der Mundteile samt der Mundöffnung entbehrt [1], lehrt uns, dass diese Organe, wenn sie sich als unnützlich erwiesen haben, was ja in hohem Grade für die Hypopi zutrifft (vgl. oben, S. 162), auch anderswo bei den Acariden leicht eingebüsst werden können. Auch die Neuerwerbung verschiedener Haft- oder Klammerorgane wie auch der oft panzerförmigen Gestalt des Rückenschildes findet, wie schon oben hervorgehoben (vgl. S. 162 und Fussnote), vielfach Analogien bei anderen Milben. Die den Hypopi zukommenden Eigentümlichkeiten sind in der Tat im Grunde kaum merkwürdiger als viele andere gerade bei den Acariden in so grosser und überraschender Vielfältigkeit auftretenden Ökologismen. Der auffallendste Unterschied besteht nun darin, dass es bei den Tyroglyphinen nur das mittlere Nymphenstadium ist, welches sich in betreffender Hinsicht verändert hat, dieser Umstand wird aber leicht verständlich, wenn wir uns dessen erinnern, dass gerade dieses Stadium allein in ganz veränderte Existenzbedingungen versetzt wird [2] und zwar in solche, die hinsichtlich der ökogenetischen Faktoren denen vieler ektoparasitisch lebenden Milben ähnlich sind. In einer Hinsicht sind jedoch die Lebensverhältnisse der ektoparasitischen Milben und der Hypopi grundverschieden. Jene ernähren sich von ihren Wirttieren, diese bedienen sich derselben nur als Träger — „Omnibus" — und finden als Vegetarianer (in den normalen Stadien) [3] an ihnen überhaupt keine geeignete Nahrung; demgemäss haben sie ihre Mundteile als unnütz eingebüsst.

Obgleich der Hypopus bei mehreren Arten seine Bedeutung als Verbreiter der Art verloren hat (vgl. oben, S. 163), so ist es nicht zu verwundern, dass derselbe — abgesehen davon, dass er, wie bei *Trichotarsus,* („encystiert") zum besonderen Zwecke in Anspruch genommen wird — dank des jedem Organismus in höherem oder geringerem Grade innewohnenden Konservatismus, noch vielfach in dem ontogenetischen Entwicklungsverlauf als selbständiges Stadium auftritt. Andererseits ist es aber auch natürlich, dass dieses Stadium, wenn es seine hauptsächliche Existenzberechtigung verloren hat, allmählich verschwinden werde. Gerade diese stufenweise Unterdrückung des Hypopusstadiums lässt sich ja auch in der Tat zur Evidenz konstatieren.

Aus der oben gegebenen Darstellung, bei der ich mich etwas weitläufig aufgehalten habe, weil die Hypopus-Frage von morphologischem Gesichtspunkte aus überhaupt noch nie eingehender behandelt worden ist, ergibt sich meines Erachtens ohne Schwierigkeit die Antwort auf die Frage nach dem morphologischen Wert dieses Stadiums, bezüglich dessen bisher noch viel Unklarheit geherrscht hat:

Der Hypopus repräsentiert ein ursprünglich ökologisch und morphologisch norma-

---

[1] Berlese's Angabe (1881, S. 80), dass „gli acari mancanti di apertura orale ed anale, di palpi e di parti boccali, sono indubbiamente ninfe di viaggio", ist nicht ganz stichhaltig, weil die genannten Merkmale sämtlich für das ♂ von *Ped. graminum* zutreffend sind.

[2] Dass die Hypopi öfters in grosser Anzahl zusammen mit den übrigen Entwicklungsstadien, also unter ähnlichen Verhältnissen wie diese, angetroffen werden, ist ganz selbstverständlich, denn sie gehen ja aus einer normalen Nymphe hervor und abwarten hier die Gelegenheit auf ihre Tragtiere übersiedeln zu können.

[3] Einige Tyroglyphinen leben jedoch von getrockneten oder halbgetrockneten animalen Substanzen.

les Nymphenstadium, welches mit der 2. Nymphe der Oribatiden homolog ist. Innerhalb der *Tyroglyphinae* ist unter den Jugendstadien, so zu sagen, eine Arbeitsteilung eingetreten; das 1. und 3. Nymphenstadium, wie auch das sechsfüssige Larvenstadium, wird fortwährend in Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer Milben „zur Nahrungsaufnahme benutzt, um dem Körper neues Bildungsmaterial zu seiner Weiterentwicklung zuzuführen" (HENKING 1882, S. 614—615), während dem 2. Nymphenstadium als spezielle Aufgabe die Verbreitung der Art oblag, wobei sich diese Nymphe anderer Tiere als Träger bediente. Durch diese Aufgabe in ganz neue und durchaus verschiedene Lebensverhältnisse versetzt und infolge der davon bedingten Ökogenesen wurde diese Nymphe mehr oder weniger heteromorph und erwarb die oben besprochenen Eigentümlichkeiten. Diese Arbeitsteilung stellte sich gerade bei den Tyroglyphinen als ein Bedürfnis heraus, weil diese Milben im allgemein recht träge Tiere sind und sich gleichzeitig durch eine verhältnismässig ganz enorme Vermehrung auszeichnen, weshalb an einer gegebenen Stelle ein für die Erhaltung der Art verhängnisvoller Nahrungsmangel leicht eintreten konnte. Dass das Hypopusstadium gerade die zentrale Position in dem postembryonalen Entwicklungsverlauf einnimmt — es gehen ihm zwei Stadien (Larve, 1. Nymphe) vorauf und ebenfalls zwei Stadien (3. Nymphe, Prosopon) folgen — kann der Art nur nützlich sein. Für den Übergang der sechsfüssigen Larve zur Nymphe, wobei das 4. Beinpaar wieder zur vollen Ausbildung gelangen soll, dürfte vermutlich ein grosser Teil der von der Larve aufgenommenen Nahrung verbraucht werden, und eine neue Aufspeicherung im Körper von Nahrungsvorrat vor dem Übergang in das jeder Nahrung entbehrende Hypopusstadium, das mitunter mehrere Monate hindurch dauern kann, ist demnach vonnöten. Andererseits muss vor dem Übergang des Tieres vom fastenden Hypopusstadium in das geschlechtsreife Stadium wahrscheinlich wieder dem Körper durch ein normales Nymphenstadium neues Nahrungsmaterial zugeführt werden. Die später eintretende, bei vielen Tyroglyphinen-Arten bemerkte Unterdrückung des Hypopusstadiums kann vielleicht — wie oben erwähnt (S. 163) — auf ein von besonders günstigen Verhältnissen (Überfluss an Nahrungsmaterial) bedingtes Unnützwerden desselben zurückgeführt werden.

b. Das hypopiale Stadium einiger Analginae.

Während einerseits die *Tyroglyphinae* mit den *Oribatidae* verwandt sind, bildet andererseits jene Gruppe eine Unterabteilung der grossen Familie der *Sarcoptidae* und hängt unzweifelhaft mit den anderen Unterabteilungen dieser Famililie genetisch zusammen; unter allen Sarcoptidengruppen stellen ferner die *Tyroglyphinae* entschieden den ursprünglichsten Formenkreis dar. Unter den übrigen Sarcoptiden zeigen die ektoparasitischen, vögelbewohnenden *Analginae* [1] (*Pterolichus* und Verwandte) in morphogischer

[1] Hier und im Folgenden fasse ich die *Analginae* im Sinne CANESTRINI'S (CANESTRINI & KRAMER 1899) auf.

Hinsicht unverleugbar die meisten Anklänge an die *Tyroglyphinae* [1]. Die schon längst erkannte verwandtschaftliche Beziehung zwischen den *Tyroglyphinae* und den übrigen Sarcoptiden, speziell den *Analginae*, ist jüngst durch die Entdeckung einer eigentümlichen, sehr interessanten neuen Tyroglyphine noch mehr gestützt worden. Die betreffende, eine selbständige Gattung, *Suidasia* Oudms, repräsentierende Milbe zeigt, obgleich unzweifelhaft den *Tyroglyphinae* angehörend, „undeniably characters of *Pterolichus*, and therefore may be adopted as a link between *Tyroglyphinae* and *Pterolichinae*“ (Oudemans 1906 d, S. 245). Die Milbe ist vom genannten Verfasser mit dem Speziesnamen *pontifica* benannt, „because it forms the bridge between the *Tyroglyphinae* and *Pterolicheae*“. Nicht am wenigsten bemerkenswert ist der Umstand, dass diese Art ebenfalls, wie die Pterolichen, vogelbewohnend und zwar „in the quills of the remiges of *Aramus scolopaceus* of tropical America“ angetroffen worden ist. Im Hinblick auf die Lebensweise der übrigen Tyroglyphinen vermutet Oudemans, dass sie dennoch keinen wahrhaften Schmarotzer darstellt, sondern wahrscheinlich „feeds on the dried pith of the quills or on dead syringobial Acari“ (l. c., p. 249).

Mit Rücksicht auf diese verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Tyroglyphinen und Pterolichen ist es nun sehr bemerkenswert, dass gerade bei gewissen Pterolichen ein heteromorphes Nymphenstadium vorkommt, welches man als ein hypopiales bezeichnet hat. Am meisten bekannt ist diese hypopiale Nymphe von *Falculifer rostratus* (Buchh.) (*Pterolichus falciger* der älteren Autoren). Sie wurde lange Zeit als Vertreter einer besonderen Gattung, *Hypodectes*, aufgefasst, ihre Zugehörigkeit zu dem Entwicklungszyklus der soeben genannten Art wurde aber von Mégnin (Robin & Mégnin 1877) nachgewiesen. Im Gegensatz zu den übrigen Stadien dieser Milbe, welche ektoparasitisch an und zwischen den Federn mehrerer Taubenarten leben, wird die hypopiale Nymphe subkutan und zwar zumeist im Bindegewebe unter der Brusthaut und namentlich in der Umgebung der Trachea und der Vena jugularis angetroffen. Infolge dieser subkutanen Lebensweise ist die Körpergestalt sehr verändert worden: der Körper ist langgestreckt, zylindrisch, die Mundteile gänzlich rückgebildet und die Extremitäten treten nur in Form von kurzen Fussstummeln auf. Von Mégnin ist ferner festgestellt worden, dass nicht alle Individuen dieses Stadium durchlaufen müssen, sondern dass die Entwicklung auch ohne dasselbe, also ausschliesslich ektoparasitisch, vom Ei zum Prosoponstadium stattfinden kann. Bei denjenigen Individuen, welche dieses heteromorphe Nymphenstadium aufweisen, tritt dasselbe stets zwischen den beiden normalen Nymphenstadien auf, nimmt also in dem postembryonalen Entwicklungsverlauf genau dieselbe zentrale Position ein wie der Hypopus bei den Tyroglyphen. Diese Übereinstimmungen mit dem Hypopusstadium veranlasste den genannten Autor seinen Begriff vom Hypopus auf diese Nymphe der Pterolichen auszudehnen. Demgemäss wird auch diese letztere hypopiale Nymphe von ihm und einigen anderen Autoren als eine zufällige, als „adventive“

[1] Bemerkenswert ist, dass die Gattung *Lentungula* Mich. von Michael (1893; 1901) und Oudemans (1908 a) zu den *Tyroglyphinae*, von Lohmann (1894) zu den *Sarcoptidae plumicolae* Mégn. (*Analginae*) geführt wird. Vgl. ferner Oudemans (l. c., p. 88).

aufgefasst (vgl ROBIN & MÉGNIN 1877; MÉGNIN 1879, 1880, 1892; TROUESSART & MÉGNIN 1885; TROUESSART 1886; CANESTRINI 1886).

Nach ROBIN & MÉGNIN (1877) soll die endoparasitische, hypopiale Nymphe von *Falculifer rostratus* ausschliesslich nur während der Mauser oder kurz vor, bezw. nach derselben vorkommen. Auf Grund gewisser Beobachtungen ist aber der Schluss gestattet, dass „das Auftreten der hypopialen Nymphen und damit der Übergang von ekto- zu endoparasitischer Lebensweise nicht immer streng von einer durchgreifenden, bezw. plötzlichen Mauser bedingt worden sei, sondern dass dies tatsächlich auch bei einer unbedeutenden und langsam stattfindenen Mauser vorkommt" (REUTER 1904, S. 95). Es wurde ferner mit Rücksicht darauf, dass bei der im Winter vorgenommenen Untersuchung keine ektoparasitisch lebenden Individuen, sondern nur endoparasitische heteromorphe Nymphen angetroffen wurden, von mir die Vermutung ausgesprochen (l. c.), „dass diese hypopialen Nymphen von *Falculifer rostratus* hier im Norden [Finland] etwa ein Überwinterungsstadium darstellten". Später habe ich indessen von meinem Kollegen, Herrn Dr. H. FEDERLEY erfahren, dass dieseNymphe zu jeder Jahreszeit angetroffen werden kann, wodurch die soeben genannte Vermutung nicht bestätigt worden ist [1].

Auch bei einigen anderen verwandten Milben ist ein ähnliches heteromorphes Nymphenstadium beobachtet worden [2]. Ob die von NÖRNER (1882 b, S. 391, Pl. XIX, Figg. 4—5) beschriebene und abgebildete sog. „vierbeinige Larve" von *Dermoglyphus* (*Analges*) *minor* (NÖRN.), wie dies TROUESSART (1899, S. 625; 1904 a) vermutet, ebenfalls als eine hypopiale oder „semi-hypopiale" Nymphe anzusehen ist, erscheint mir indessen sehr fraglich. Diese Jugendform zeigt betreffs ihrer Gestalt mit der hypopialen Nymphe anderer *Analginae* zwar eine gewisse Ähnlichkeit und man könnte geneigt sein, der Auffassung TROUESSART's zuzustimmen, hätte nicht NÖRNER ausdrücklich und wiederholt bemerkt, dass dieses Stadium a u s d e m E i s c h l ü p f t, sowie dass erst aus demselben die gewöhnliche (normale) sechsfüssige Larve hervorgeht (vgl. NÖRNER l. c, p. 391, 394, 405). Auch führt sie nicht eine endoparasitische Lebensweise. Nur in dem Falle, dass die allerdings recht unerwarteten Angaben NÖRNER's sich als irrig erweisen würden — meines Wissens ist ein solches Stadium bisher von keinem anderen Forscher beobachtet worden — kann dasselbe vielleicht mit der hypopialen Nymphe [3] der verwandten Arten homologisiert werden. Wir werden später zu dieser eigentümlichen Jugendform zurückkommen (vgl. unten, S. 176 f.).

Kehren wir jetzt zu der heteromorphen Nymphe von *Falculifer rostratus* u. A. zurück, so entsteht wieder die Frage nach ihrem morphologischen Wert. Wie ersicht-

[1] Ob TROUESSART's Vermutung (1887, S. 90) „que le séjour des nymphes hypopiales dans le tissu cellulaire sous-cutané est d'une année entière — c'est-à-dire d'une mue [Mauser] à une autre mue", richtig ist, erscheint mir noch fraglich.

[2] Vgl. u. A. TROUESSART (1887, S. 91) und OUDEMANS (1908 a, S. 57). In der Diagnose seiner Unterfamilie *Dermoglyphinae*, welche die Gattungen *Dermoglyphus* MÉGN., *Neumannia* TRT.NN., *Sphaerogastra* TRT., *Anasicydium* TRT.NN., *Krameria* HALLER, *Pterolichus* ROB., *Xoloptes* CAN. umfasst, führt OUDEMANS (l. c.) als Charakteristikum an: „Hypopi subcutaneous, very elongate".

[3] Oder vielleicht eher mit der „transitorischen" Nymphe von *Labidocarpus* und *Schizocarpus* (vgl. unten, S. 177 f.).

lich, zeigt sie mit dem Hypopus der Tyroglyphinen gewisse Übereinstimmungen (vgl. oben, S. 169), von denen namentlich die zeitliche Coincidenz in der Ontogenese Beachtung verdient. Wenn wir diese Tatsachen mit der unzweifelhaft nahen Verwandtschaft zwischen den Tyroglyphinen und Pterolichen zusammenstellen, so dürften wir berechtigt sein, die beiden heteromorphen Nymphenformen — obwohl sie ökologisch eine ganz verschiedene Bedeutung haben, denn eine endoparasitische, an demselben Wirttier wie die normalen Stadien lebende Nymphe kann nicht wie der Hypopus die spezielle Aufgabe, zur Verbreitung der Art zu dienen, haben, sondern muss wohl eher als eine Vorrichtung zur Erhaltung derselben betrachtet werden — mit einander zu homologisieren. Es liegt nämlich auf der Hand anzunehmen, dass auch die übrigen Sarcoptiden oder doch die den Tyroglyphinen am nächsten stehenden Formen (*Analginae*), wie ihre Stammesgenossen (*Tyroglyphinae*) ursprünglich drei Nymphenstadien besassen. Gemäss der allgemein unter den Acariden obwaltenden Neigung zur Verkürzung der postembryonalen Entwicklung ist auch hier — aber schon in noch höherem Masse als bei den Tyroglyphinen — das mittlere Nymphenstadium unterdrückt worden. Dasselbe kommt nämlich nur noch bei ganz vereinzelten Arten vor, bei denen es eine spezielle ökologische Bedeutung erhalten haben mag. Wir dürften mithin bei den betreffenden Arten in der heteromorphen Nymphe die letzten Reste des vermutlich einst allgemein verbreiteten 2. Nymphenstadiums zu erblicken haben. Bei den übrigen Sarcoptiden finden sich, soweit bekannt, irgend welche Spuren dieses Stadiums bei keiner Art mehr.

Während die Auffassung der sog. hypopialen Nymphe gewisser *Analginae* als eines zufälligen, etwa neu hineingeschobenen Stadiums, uns durchaus willkürlich und schwer erklärlich erscheinen muss, so steht andererseits die jetzt vorgeführte Anschauung in vollem Einklang mit der oben dargelegten Deutung des Hypopusstadiums der Tyroglyphinen, ja sie erscheint mir überhaupt als die einzig mögliche zu sein, welche sich mit einer einheitlichen Auffassung der Acaridenentwicklung vereinen lässt.

11. Vergleichende Betrachtungen über die postembryonale Entwicklung der Acariden.

Wir haben im Vorhergehenden die Auffassung zu begründen versucht, dass die sogenannten Apodermata, sie mögen embryonal oder nachembryonal auftreten, Häute verschiedener jugendlicher Stadien darstellen. Diese Stadien waren vermutlich ursprünglich sämtlich postembryonal, von ihnen sind aber die frühesten jetzt in die Embryonalperiode, durch Verlängerung dieser letzteren, verlegt worden, und dort kommen sie nunmehr auch nur in verhältnismässig wenigen Fällen als durch Häutungen markierte Stadien zum Vorschein. In den bei weitem meisten Fällen ist nämlich die Selbständigkeit der betreffenden Stadien durch Wegfall der Häutung verwischt worden. Auch betreffs der morphologischen Bedeutung des Hypopusstadiums der *Tyroglyphinae* und der hypopialen Nymphe einiger *Analginae* dürfte kein mehr Zweifel obwalten. Wir wollen nun zu einer allgemeinen, vergleichenden Betrachtung der nachembryonalen Entwicklung ver-

schiedener Acaridengruppen im Lichte der durch die obigen Auseinandersetzungen gewonnenen Gesichtspunkte übergehen.

Einer solchen Vergleichung stehen grosse Schwierigkeiten im Wege, ja sie lässt sich in vielen Fällen überhaupt nicht ohne weiteres durchführen. Wohl gibt es eine sehr reichliche namentlich deskriptiv-systematische Litteratur, wo die verschiedenen nachembryonalen Stadien (Larve, Nymphe, Prosopon) zahlreicher Arten sogar ziemlich eingehend beschrieben worden sind, zumeist sind aber gerade diejenigen Angaben, welche uns hier zunächst interessieren, sehr ungenau. So wird z. B vielfach die wahre Anzahl der achtfüssigen Jugendstadien (Nymphenstadien) garnicht erwähnt, oder auch stützt sich eine diesbezügliche Angabe nicht selten nur auf eine mehr oder weniger vage Vermutung, indem mitunter die verschiedene Körpergrösse der betreffenden Jugendformen als hinreichend ausschlaggebend betrachtet wird. Dies hat ganz speziell auch auf diejenigen Angaben Bezug, laut denen mehrere sechsfüssige Jugendstadien (Larven) vorkommen sollen. Sehr oft bleibt man ferner in Ungewissheit, ob in der embryonalen, bezw. nachembryonalen Entwicklung auch Apodermata auftreten oder nicht. Wegen dieser und ähnlicher dürftigen Angaben und Ungenauigkeiten müssen wir in der folgenden Darstellung eine sehr grosse Anzahl von Arbeiten namentlich älterer Autoren, wie die oben (S. 142 Fussnote) verzeichneten und mehrere weitere, ganz ausseracht lassen. Aber auch die in vielen anderen Arbeiten enthaltenen Angaben dürfen wir nur mit grösster Vorsicht und nach kritischer Prüfung anwenden. Nicht selten finden sich, sogar bei demselben Verfasser, einander widersprechende Angaben, und es ist nicht immer möglich zu beurteilen, welche von ihnen die richtige ist, wenn dies auch in anderen Fällen ohne Schwierigkeiten entschieden werden kann.

Die verschiedenen Acaridengruppen sind in erwähnter Hinsicht sehr ungleichmässig untersucht worden. Während wir für einige Familien, bezw. Unterfamilien über eine ziemlich grosse Anzahl ganz sicherer Angaben verfügen, so finden sich für mehrere andere nur spärliche und unvollständige oder garkeine diesbezüglichen Notizen. In der folgenden Darstellung werde ich mich darauf beschränken, nur diejenigen Gruppen, bezw. Gattungen und Arten zu besprechen, für die ich aus der vorhandenen Litteratur wenigstens einigermassen sichere und vollständige Angaben über die nachembryonale Entwicklung habe herausfinden können. Diese Darstellung will somit keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen [1]. So lückenhaft unsere gegenwärtige Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Acariden auch ist, so dürfte dieselbe dennoch genügen, um wenigstens den Weg zur einheitlichen Auffassung dieser Erscheinung anzubahnen.

Wenn ich jetzt zu einer kurzgefassten, kritischen, vergleichenden Besprechung der postembryonalen Entwicklung verschiedener Acaridenarten und Gruppen übergehe, werde ich diese nicht stets in einer streng systematischen Reihenfolge anführen, sondern folge unter Umständen einer anderen, die zum besseren Verständnis der Darstellung geeignet ist. Das Vorkommen embryonaler Apodermata soll hierbei ebenfalls berücksichtigt werden.

[1] Von HENKING (1882, S. 597—614) wird eine Zusammenstellung der bis dahin bekannten, auch ganz fragmentarischen Notizen über die Acaridenentwicklung gegeben.

Ich unterscheide unter den echten Acariden drei grössere Hauptstämme, diejenigen der *Sarcoptiformes*, der *Gamasiformes* und der *Trombidiformes*, zu denen noch ein kleinerer, derjenige der *Eriophyiformes* kommt. Die Gründe dieser Einteilung werde ich in dem Abschnitt über die Klassifikation der Acariden darlegen.

a. Kritische Besprechung der verschiedenen Acaridengruppen.

Sarcoptiformes.

Oribatoidea.

Oribatidae.

Die *Oribatidae* gehören, hauptsächlich dank der ausserordentlich sorgfältigen Untersuchungen Michael's (1884 a; 1885 b; 1888 a), zu den bezüglich ihrer nachembryonalen Entwicklung am besten bekannten Acariden. Sie haben regelmässig ein sechsfüssiges (Larve) und drei homomorphe achtfüssige Jugendstadien (1., 2. und 3. Nymphe), welche sämtlich von beiden Geschlechtern durchlaufen werden (vgl. auch Kramer 1882 c, 1891 und Canestrini 1892). Haller (1880 b) behauptet zwar, dass *Damaeus geniculatus* (L.) mehr als ein sechsfüssiges Stadium besitzen würde, diese Angabe beruht aber, wie dies Michael (1884 a, S. 76) nachgewiesen hat, auf einer irrtümlichen Beobachtung jenes Autors. Nach Nicolet (1854) soll eine von ihm beobachtete *Hoplophora*-Art im achtfüssigen Stadium aus dem Ei schlüpfen, während Claparède (1869) und Michael (1888 a) bei anderen *Hoplophora*-Arten, ganz wie bei den übrigen Oribatiden, ein freies sechsfüssiges Stadium beobachtet haben; die Nicolet'sche Art dürfte, wenn seine Angabe überhaupt richtig ist, wie nachgewiesenermassen einige Gamasiden (*Pteroptus* u. A.), das sechsfüssige Stadium schon im Ei durchlaufen. Ob dieses Stadium hier durch eine besondere Haut vertreten wird, geht aus Nicolet's Darstellung nicht hervor. Jedenfalls entspricht bei dieser Art das erste (achtfüssige) nachembryonale Stadium dem ersten Nymphenstadium der übrigen *Hoplophora*-Arten. Bei den Oribatiden kommt kein nachembryonales Apoderma vor. Bei einigen *Damaeus*-Arten, wie *D. geniculatus* (L.) und *D. clavipes* (Herm.) hat Michael (1884 a, S. 73 f.) das sogenannte Deutovumstadium beobachtet; ob die von ihm erwähnte innere Membran einem embryonalen Apoderma entspricht, erscheint jedoch fraglich; sie wird nämlich von Michael als „vitelline membrane“ bezeichnet.

Sarcoptoidea.

Sarcoptidae.

Tyroglyphinae.

Die nachembryonale Entwicklung der *Tyroglyphinae* ist schon vorher im Zusammenhang mit der Hypopus-Frage ziemlich eingehend erörtert worden. Wir wollen

hier nur noch eine zusammenfassende Übersicht derselben geben. Auch bei den *Tyroglyphinae* kann dieselbe Anzahl freier Jugendstadien (ein sechsfüssiges und drei achtfüssige), wie bei den Oribatiden, vorkommen. Diese Stadien entsprechen genau denen der zuletzt genannten Familie. Von den drei Nymphenstadien ist das mittlere durch Anpassung an eine von derjenigen der übrigen Stadien abweichende Lebensweise mehr oder weniger heteromorph geworden, hat die Mundteile eingebüsst und ist mit verschiedenen provisorischen Organen (Saugnäpfen, Klammerscheiben, besonders starke Klauen) versehen; dieses Stadium wird als Hypopus bezeichnet. Der Hypopus kann mehr oder weniger aktiv sein, in einigen wenigen Fällen (*Glycyphagus spinipes, Gl. domesticus, Trichotarsus ludwigi, Tr. osmiae*) kann derselbe aber innerhalb der Haut des nächst vorhergehenden Stadiums eingeschlossen bleiben und wird dann zugleich mehr oder weniger, schliesslich sogar bis zu einem apodermaähnlichen Zustand, rückgebildet. Bei gewissen Arten tritt das Hypopusstadium durchaus konstant und regelmässig, bei anderen mehr oder weniger häufig oder auch nur sehr selten auf. Bei noch anderen Arten kommt ein Hypopusstadium garnicht vor; dasselbe ist hier aus der postembryonalen Entwicklungsreihe gänzlich weggefallen Der Hypopus ist, wie schon vorher bemerkt, sehr verschieden beurteilt worden; betreffs der zahlreichen diesbezüglichen Kontroversen wird auf die obige Erörterung der Hypopus-Frage (S. 153 ff.), wo auch die betreffenden Litteraturangaben angeführt werden, verwiesen. Für die richtige Auffassung des Hypopusstadiums wie überhaupt für die Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der *Tyroglyphinae* sind die sehr gründlichen und verdienstvollen Untersuchungen Michael's (1884 b; 1885 c; 1888 b; 1901; 1903) gerade unentbehrlich.

In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, dass nach Kramer (1880) bei *Carpoglyphus anonymus* Haller, welche Milbe von ihm für eine *Glycyphagus*-Art gehalten wurde (vgl Michael 1901, S. 129), schon im ersten achtfüssigen Jugendstadium eine Geschlechtsöffnung vorhanden sein soll; diese Angabe ist aber nach Nalepa (1885, S. 140), welcher die betreffende Art zur Gattung *Trichodactylus* geführt hat, und Michael (1901, S. 180) irrig. In einer anderen Arbeit (1882 c, S. 378) glaubt Kramer drei, wie es scheint homomorphe, Nymphenstadien im weiblichen Geschlecht bei einer *Histiostoma*-Art beobachtet zu haben. Dieser Angabe widersprechen aber durchaus die späteren genauen Beobachtungen von Jensen (1895) und Michael (1901), weshalb wir auch hier eine fehlerhafte Deutung Kramer's voraussetzen dürften.

Nach Moniez (1892) kann *Tyroglyphus mycophagus* [1] sowohl ovovivipar als auch vivipar sein; in beiden Fällen scheinen die gleichen Stadien (Larve, Nymphen, Hypopus) vorzukommen. In welchem Stadium das Tier bei der intrauterin verlaufenden Entwicklung geboren wird, habe ich aus seiner Darstellung nicht sicher ermitteln können, weshalb diese Art in der tabellarischen Übersicht (unten, S. 192) weggelassen wird. — Bei den *Tyroglyphinae* ist weder in der embryonalen noch in der postembryonalen Pe-

[1] Nach Michael (1903, S. 109) ist die von Moniez als *T. mycophagus* Mégnin bezeichnete Art mit dieser nicht identisch.

riode — wenn wir von dem apodermaähnlichen Zustand des „encystierten“ Hypopus von *Glycyphagus domesticus* absehen — irgend welche Apodermabildung beobachtet worden.

Analginae [1].

Unter den *Analginae* kann, wie schon vorher (S. 169 f.) erwähnt, bei *Falculifer rostratus* (Buchh.) und einigen anderen verwandten Milben (wenigstens im weiblichen Geschlecht) zwischen den beiden normalen (homomorphen) Nymphenstadien ein sog. hypopiales Stadium auftreten, so dass hier also im ganzen folgende Jugendstadien vorkommen: ein sechsfüssiges Larven- und drei achtfüssige Nymphenstadien, von welchen letzteren das mittlere durch Anpassung an eine endoparasitische Lebensweise heteromorph und rudimentär geworden ist. Dieses heteromorphe Stadium entspricht aller Wahrscheinlichkeit nach dem Hypopusstadium der *Tyroglyphinae* und dem mittleren homomorphen Nymphenstadium der *Oribatidae*. Das genannte endoparasitische Stadium braucht bei derselben Art auch im weiblichen Geschlecht bei weitem nicht immer aufzutreten; die nachembryonale Entwicklung kann nämlich auch ausschliesslich ektoparasitisch verlaufen und in diesem Falle fällt das hypopiale Stadium aus der ontogenetischen Entwicklungsreihe ganz weg. Ferner sollen die Männchen angeblich ein normales Nymphenstadium weniger als die Weibchen besitzen. Der Entwicklungsgang gestaltet sich demnach bei der ausschliesslich ektoparasitischen Lebensweise folgendermassen Im weiblichen Geschlecht: ein sechsfüssiges und zwei homomorphe achtfüssige Jugendstadien; im männlichen Geschlecht: ein sechsfüssiges und ein homomorphes achtfüssiges Jugendstadium (vgl. hierüber Robin & Mégnin 1877; Mégnin 1879; Canestrini 1886) [2]. Gerade dieser Entwicklungsmodus soll nach Robin & Mégnin (op. cit.), Canestrini (op. cit.), Sicher in Canestrini (1888) und Kramer (1891) der bei den *Analginae* vorherrschende sein [3].

---

1 Diese Unterfamilie wird im Sinne Canestrini's (Canestrini & Kramer 1899), nicht im Sinne Oudemans (1908 a) aufgefasst.

2 Das letzte (das 2. homomorphe) Nymphenstadium wird von Robin & Mégnin als „femelle nubile ou accouplée“, von Canestrini als „femmina accopiata“ bezeichnet, im Gegensatz zu dem weiblichen Prosopon, das „femelle ovigère“, bezw. „femmina ovigera“ benannt wird. Wie schon Michael (1901, S. 128) hervorgehoben hat, handelt es sich jedoch nicht um zwei sukzessive Formen geschlechtsreifer Weibchen, sondern das Männchen begattet sich hier und bei den *Analginae* überhaupt, wie bei *Ped. graminum* und vielen anderen Milben, schon mit der letzten weiblichen Nymphe, welche erst nach der Kopulation durch eine Häutung ins Prosopon übergeht. Dass dem tatsächlich so ist, geht schon daraus unzweideutig hervor, dass nach der ausdrücklichen Angabe der erwähnten französischen Autoren sowohl bei den *Analginae* als auch bei den übrigen an Tieren parasitierenden Sarcoptiden „les femelles accouplées“ oder „impubères“ noch der äusseren Geschlechtsorgane entbehren („femelles impubères ou sans organes génitaux externes“, Robin & Mégnin 1877, S. 231; vgl. auch S. 230).

3 Robin & Mégnin geben an (op. cit., p. 243; vgl. auch p. 231, 234), dass die *Analginae* im sechsfüssigen (Larven-) Zustande sich zweimal oder vielleicht sogar dreimal häuten können. Ähnliche Angaben sind auch von Haller (1877; 1881 d) und Nörner (1883) gemacht worden. Diese Angaben sind aber durch die neueren direkten Beobachtungen anderer Autoren durchaus nicht bestätigt worden, und man kann sich nicht der Vermutung erwähren, dass jene Autoren nur auf Grund der verschiedenen Grösse der einzelnen

Man darf wohl die in der Regel bei den *Analginae* im weiblichen Geschlecht auftretenden zwei normalen Nymphen unbedenklich mit den beiden homomorphen Nymphen des *Falculifer rostratus* und demgemäss mit der 1. und 3. Nymphe der Oribatiden homologisieren, während das mittlere, heteromorphe Nymphenstadium, vermutlich ursprünglich allgemeiner vorhanden, ganz wie bei vielen *Tyroglyphinae*, hier definitiv weggefallen ist. Im männlichen Geschlecht dürfte wahrscheinlich die einzige Nymphe am ehesten dem 1. Nymphenstadium des Weibchens entsprechen.

Bei *Syringobia chelopus* TRT. & NEUM. glaubt TROUESSART (1894 b; 1894 d) eine normale und eine parthenogenetische Entwicklungsreihe unterscheiden zu können. In der normalen Reihe sollen in beiden Geschlechtern dieselbe Anzahl jugendlicher Stadien und zwar ein Larven- und zwei Nymphenstadien vorkommen [1]. Die Angaben über die parthenogenetische Reihe, welche er in einer späteren Arbeit (1899) wiederholt, sind nach OUDEMANS (1908 a,) welcher TROUESSART's Material untersucht hat, durchaus irrig. Eine Parthenogenese kommt nicht vor und die angeblich parthenogenetischen Formen gehören einer ganz anderen Art, ja einer verschiedenen Gattung, *Plutarchusia* OUDMS, an.

Bei *Dermoglyphus (Analges) minor* (NÖRN.) hat NÖRNER (1882 b) ausser den gewöhnlichen Jugendstadien noch ein weiteres, sehr merkwürdiges Stadium beschrieben und abgebildet, das von ihm „vierbeinige Larve" genannt wird. Das Tier hat in diesem Stadium eine sehr langgestreckte Körperform; die beiden vorderen Beinpaare sind kurz und stummelförmig, die beiden hinteren Beinpaare sind sehr rudimentär und werden nur durch schwach erhabene, ringförmig geschichtete kreisförmige Flecke vertreten. Mit Rücksicht hierauf ist das genannte Stadium richtiger als ein rudimentär achtbeiniges Stadium zu betrachten. Dasselbe ist von TROUESSART (1899; 1904 a) als eine hypopiale oder semihypopiale Nymphe beurteilt worden. Die nämliche Jugendform zeigt zwar eine gewisse habituelle Ähnlichkeit mit der hypopialen Nymphe von *Falculifer* etc., sie scheint aber, im Gegensatz zu dieser, ausgebildete Mundteile zu besitzen und führt eine frei bewegliche Lebensweise. Schon aus diesem Grunde lässt sie sich nicht direkt mit der hypopialen Nymphe von *Falculifer* vergleichen (siehe oben, S. 170 und Fussnote 3). Das merkwürdigste aber ist, dass diese Jugendform angeblich das erste, aus dem Ei schlüp-

---

auf demselben Entwicklungsstadium sich befindenden Individuen zu diesem Schluss gekommen sind. Wenigstens dürfte dies auf die Angaben ROBIN's & MÉGNIN's Bezug haben, nach dem folgenden Ausspruch zu beurteilen: „Les larves de chaque espèce sont de dimensions diverses. En suivant leur évolution et par l'étude attentive des enveloppes hexapodes abandonnées par des individus qui ont mué (enveloppes qui sont également de plusieurs grandeurs), on constate que ces Acariens subissent de deux à trois mues avant de passer à l'état de nymphes ou individus octopodes impubères, et qu'après chaque mue l'animal est un peu plus grand qu'il n'était auparavant" (op. cit., p. 234). Abgesehen davon, dass auch in demselben Geschlecht betreffs der Grösse erhebliche Schwankungen vorkommen können, sind die männlichen Individuen zumeist bedeutend kleiner als die weiblichen. Die angeführten Gründe sind demnach keineswegs zuverlässig; nur direkte Zuchtversuche sind entscheidend; durch solche ist aber unter den Acariden noch nie mehr als ein sechsfüssiges Larvenstadium nachgewiesen worden.

[1] Auch OUDEMANS beschreibt (1908 b) bei *Syringobia chelopus* und *S. calceata* TRT ein Larven- und zwei Nymphenstadien, ohne hinsichtlich dieser letzteren für die beiden Geschlechter einen Unterschied anzugeben.

fende Stadium darstellt, von welchem dann erst durch die nächste Häutung das gewöhnliche, sechsfüssige Larvenstadium hervorgeht, welches letzteres sonst ja immer das erste nachembryonale Stadium repräsentiert. Die Angaben Nörner's lauten so bestimmt, dass ein Irrtum fasst ausgeschlossen erscheint: „Aus dem Ei schlüpft die vierbeinige Larvenform, die Anfangs noch klein, schnell zu ihrer vollen Länge heranwächst. Diese erst wandelt sich in die sechsbeinige Larve um, die bedeutend kürzer ist und bereits den ganzen Habitus des ausgebildeten Thieres erkennen lässt. Bisweilen gelingt es, im Inneren einer vierbeinigen Larve die bereits fertige neue Larvenform liegen zu sehen" (op. cit., p. 405; vgl. ausserdem S. 391, 394 und 406). Das sechsfüssige Larvenstadium geht dann in das Nymphen- und dieses in das Prosoponstadium über.

Ist Nörner's Angabe richtig, so ist eine Identifizierung der „vierbeinigen Larve" mit der hypopialen Nymphe anderer *Analginae* natürlich gänzlich ausgeschlossen. Es scheint mir dann nur eine einzige Deutung möglich zu sein. Wie vorher erwähnt, ist bei mehreren Milben, die verschiedenen Gruppen angehören, konstatiert worden, dass sämtliche Extremitätenpaare schon frühzeitig embryonal angelegt werden, sowie dass erst sekundär die Anlagen des letzten (4.) Gangbeinpaares zu imaginalscheibenartigem Gebilde rückgebildet werden. Embryonal kommt also tatsächlich primär ein achtbeiniges Stadium vor, das dem sechsfüssigen Stadium vorausgeht. Wir müssen uns ferner dessen erinnern, dass zahlreiche Milben embryonale Häutungen durchmachen, was uns zu dem Schlusse geführt hat, dass die Acariden einst (vermutlich zwei) nachembryonale Stadien besassen, die dem ersten jetzigen, dem allbekannten sechsfüssigen Larvenstadium, vorausgingen, gegenwärtig aber, wenn überhaupt noch als getrennte Stadien vorhanden, hauptsächlich embryonal verlaufen.[1] Es lässt sich nun denken, dass die vierbeinige, oder richtiger rudimentär achtbeinige Jugendform von *Dermoglyphus minor* eben einem jener einstigen Jugendstadien entspräche, welches hier gelegentlich wieder nachembryonal auftritt. Es würde sich m. a. W. um eine Rückschlagserscheinung handeln. — Es geht aus Nörner's Darstellung nicht mit Sicherheit hervor, ob bei *D. minor* im weiblichen Geschlecht nur ein oder, wie in der Regel bei den *Analginae*, zwei Nymphenstadien vorkommen. Apodermata sind nicht beobachtet worden.

Chirodiscinae Trt. (*Listrophorinae* auct. part.).

Bei *Labidocarpus rollinati* Trt kommt nach Trouessart (1895 b) im weiblichen Geschlecht ein Larven- und ebenfalls nur ein Nymphenstadium vor. Das Männchen begattet sich schon mit der weiblichen Larve, welche letztere noch während des sehr langwierigen Kopulationsaktes sowohl zur Nymphe, von Trouessart „femelle nubile ou accouplée" benannt, als auch zum Prosopon übergeht. Das Nymphenstadium hat demnach einen transitorischen Charakter, und davon hängt offenbar sein verkümmerter Zu-

[1] Das sog. Schadonophanstadium der Trombidiiden ist jedoch gewissermassen ein nachembryonales Stadium, weil das Tier in diesem Stadium die Eischale durchbricht. Mit Rücksicht hierauf erscheint auch das Auftreten der ersten, „vierbeinigen" Larvenform bei *Dermoglyphus minor* weniger befremdend.

stand ab, der sich u. a. darin kundgibt, dass namentlich die drei letzten Beinpaare ziemlich stark rückgebildet worden sind. Nach dem genannten Autor ist vermutlich das erste Nymphenstadium („la phase de *nymphe normal*", so benannt im Gegensatz zu der „femelle nubile") unterdrückt worden; das unterdrückte Stadium kann aber vielleicht ebensogut oder eher noch das letzte [1] Nymphenstadium sein. Ob auch das Männchen ein Nymphenstadium durchläuft oder etwa vom Larvenstadium direkt zum Prosopon übergeht, geht aus der Darstellung nicht hervor. Bei *Schizocarpus mingaudi* Trt ist nach Trouessart (1896 a; 1896 b; 1896 c) der nachembryonale Entwicklungsgang demjenigen von *Labidocarpus rollinati* ähnlich. Bei *Schizocarpus* ist der transitorische Charakter des weiblichen Nymphenstadiums noch ausgeprägter, indem hier die drei letzten Beinpaare bis auf kleine Tuberkeln rückgebildet worden sind. Die mitunter angetroffene, mit ausgebildeten Extremitäten versehene Nymphe soll wahrscheinlich männlichen Geschlechts sein, während im weiblichen Geschlecht das entsprechende Stadium angeblich unterdrückt worden sei oder auch „remplacé par celui de pupe ou femelle nubile" (1896 c). In beiden Geschlechtern würde also ein Larven- und ein Nymphenstadium vorkommen. Apodermata nicht beobachtet.

Cytolichinae.

Mégnin beschreibt (1879; 1895) bei *Cytolichus nudus* (Viz.) (= *Cytoleichus sarcoptoides* Mégn.) folgende Jugendformen: jeune femelle pubère, Nymphe, Larve octopode, Larve hexapode. Für die Nymphe und sogenannte achtfüssige Larve wird nur folgende dürftige Beschreibung gegeben (1879, S. 152): „*Nymphe.* Long. 0^{mm}, 40, lat., 0^{mm}, 32, semblable en tout à la jeune femelle pubère. *Larve octopode.* Long. 0^{mm}, 30, lat., 0^{mm}, 18, semblable à la nymphe". Es würden hier also, da die „jeune femelle pubère" ebenfalls nur eine Nymphe ist, anscheinend drei homomorphe achtfüssige Jugendstadien vorkommen, was dem sonstigen Verhältnis bei den Sarcoptiden widerspricht. Dieser Umstand und die sehr ungenaue Beschreibung der beiden jüngeren achtfüssigen Formen dürfte zur Annahme berechtigen, das für Mégnin hauptsächlich nur die verschiedene Grösse ausschlaggebend gewesen ist, oder auch gehören die beiden Formen vielleicht verschiedenen Geschlechtern an (vgl. oben, S. 176 Fussnote). Solche Missgriffe finden sich öfters in der acarologischen Litteratur. Die betreffende Angabe Mégnin's wird übrigens auch von Henking (1882, S. 614) angezweifelt. Die entwicklungsgeschichtlichen Daten Mégnin's müssen überhaupt, wenn sie mit denen anderer Autoren im Widerspruch stehen, mit grösster Vorsicht, ja sogar mit Misstrauen aufgenommen werden. Ich erinnere zunächst an seine in vieler Hinsicht irrigen Angaben betreffs des willkürlichen Auftretens des Hypopus (vgl. oben, S. 153 ff.); auch seine Darstellung der inneren Umwandlungsprozesse während der Häutung der

[1] Das mittlere, der 2. Oribatidennymphe und dem Hypopus der *Tyroglyphinae* bezw. der hypopialen Nymphe von *Falculifer* etc. entsprechende Nymphenstadium dürfte bei allen übrigen Sarcoptiden, also auch hier definitiv weggefallen sein.

Acariden sind, wie wir dies weiter unten finden werden, durchaus unrichtig. Wir dürften demnach für *Cytolichus*, in Übereinstimmung mit dem Verhalten der verwandten *Laminosioptes cysticola* (Viz.), wenigstens im weiblichen Geschlecht ein Larvenstadium und zwei Nymphenstadien annehmen, welche letztere aller Wahrscheinlichkeit nach den beiden homomorphen Nymphen der *Tyroglyphinae* entsprechen. Vielleicht hat das Männchen ein Nymphenstadium weniger als das Weibchen; von den angeblichen drei achtfüssigen Jugendformen wären dann vielleicht zwei weiblichen und eine männlichen Geschlechts. — Bei *Laminosioptes (Sarcoptes) cysticola* (Viz.) kommt nach Mégnin (1879) im weiblichen Geschlecht ein Larven- und zwei Nymphen-, im männlichen ein Larven- und wie es scheint ebenfalls nur ein Nymphenstadium vor. Die einzige männliche Nymphe ist aller Wahrscheinlichkeit nach die 1. Nymphe.

Sarcoptinae.

Durch einen Vergleich der in den Arbeiten von Eichstedt (1846), Gudden (1855), Fürstenberg (1861), Ehlers (1873), Robin & Mégnin (1877), Mégnin (1877 b; 1895), Berlese (1882/97) und Kramer (1891) enthaltenen entwicklungsgeschichtlichen Daten ergibt sich dass, wenn die zweifelhaften Angaben eliminiert werden, bei den *Sarcoptinae* im weiblichen Geschlecht ein Larvenstadium und zwei Nymphenstadien vorkommen. Nach Mégnin, Robin & Mégnin und Berlese durchlaufen die Männchen nur ein, nach Fürstenberg dagegen zwei achtfüssige Jugendstadien. Der zuletzt genannte Autor gibt ferner an, dass die weiblichen eierlegenden Prosopa mitunter noch eine Häutung durchmachen können. Ein solcher Fall würde aber ganz vereinzelt dastehen und ist schon aus diesem Grunde sehr unwahrscheinlich; auch sind die Angaben Fürstenberg's von keinem anderen Forscher bestätigt worden. Da zudem viele andere Angaben des genannten Autors durchaus falsch sind [1], so müssen wir auch die Richtigkeit der oben erwähnten bezweifeln. Nach Mégnin (1877 b; 1895) soll auch bei den *Sarcoptinae* die Larve als solche, d. h. im sechsfüssigen Zustand, sich zwei bis dreimal häuten. Ich muss hinsichtlich dieser Angabe dem folgenden Ausspruch Henking's völlig zustimmen: „Diese Ansicht [Mégnin's] wird aber mit gleich schwachen Gründen gestützt, wie dieselben Angaben bei den plumicolen Sarcoptiden [*Analginae*, vgl. oben, S. 175, Fussnote 3]. Er sagt nämlich: „Les larves, avant d'acquérir la 4ᵉ paire de pattes, c'est-à-dire de passer au second âge, subissent deux ou trois mues, ce qui est indiqué par les tailles diverses que l'on constate à cet âge et qui sont manifestes surtout chez les Psoroptes". Ein anderweitiger Beweis wird nicht gegeben" (Henking 1882, S. 611—612). Ehler's Vermutung

[1] So hat z. B. Fürstenberg bei den Krätzmilben zwei scheerenförmige Mundgliedmassenpaare (Oberkiefer und Unterkiefer) beschrieben und in den zahlreichen Figuren regelmässig abgebildet (sic!), obgleich bei den genannten Milben, ebenso wie bei anderen Acariden, nie mehr als ein so gestaltetes Mundgliedmassenpaar vorhanden ist. Diese Fiktion Fürstenberg's ist schon vorher von anderen Autoren, wie Michael (1894 a, S. 26), getadelt worden.

(1873, S. 246), dass bei *Cnemidocoptes (Dermatoryctes) fossor* (Ehl.) die Larve im fortwährend sechsfüssigen Zustande eine Häutung durchmache, stützt sich ebenfalls ausschliesslich auf die verschiedene Grösse der von ihm beobachteten Individuen. — Die angeblich einzige männliche Nymphe entspricht wahrscheinlicher der 1. weiblichen Nymphe.

Bei *Otodectes furonis* (Raill.) (=*Chorioptes auricularum* (Lucas et Nicolet) var. *furonis* Raill.) sind nach Trouessart (1895 a) im weiblichen Geschlecht die Nymphenstadien durchaus unterdrückt worden Das Männchen begattet sich nämlich mit der weiblichen Larve (vgl. auch 1904 c), welche während des Kopulationsaktes direkt in das Prosoponstadium übergeht. Das oben bei *Labidocarpus* und *Schizocarpus* bemerkte transitorische Auftreten eines verkümmerten Nymphenstadiums bildet gewissermassen theoretisch den vermittelnden Übergang zu der völligen Unterdrückung des Nymphenstadiums bei *Otodectes furonis.* Das Männchen kann nach demselben Autor ausser dem Larvenstadium auch ein Nymphenstadium durchlaufen — welches wohl am ehesten dem 1. Nymphenstadium anderer Sarcoptiden entspricht — oder auch geht die männliche Larve — und zwar angeblich in dem Falle, dass sich ein männliches Prosopon mit ihr kopuliert (!) — ganz wie die weibliche Larve direkt ins Prosopon über. — Apodermabildungen sind bei den *Sarcoptinae* nicht beobachtet worden.

Demodicidae.[1]

Betreffs der nachembryonalen Entwicklung von *Demodex folliculorum* (G. Simon) sind einige jedoch recht lückenhafte und irrige Notizen von Simon (1842) und Wilson (1844) mitgeteilt worden. Mégnin hat (1877 a; 1895) diese Entwicklung ziemlich ausführlich besprochen, macht sich aber auch hier irriger[2] Angaben schuldig, weshalb wir dieselben ganz negligieren müssen. Neuerdings hat Favard (1903) die alten Angaben Wilson's wiederholt, welche inzwischen nach den sehr genauen Untersuchungen Csokor's unrichtig sind; wir müssen somit auch von diesen Angaben absehen. Csokor hat (1879) in überaus klarer Weise dargetan, dass *D. phylloides* Csokor ein Larven-[3] und ein Nymphenstadium besitzt. Nach Trouessart (1892) und Canestrini (1892) sollen bei *Demodex* zwei Nymphenstadien vorkommen. Vielleicht ist diese Kontroverse dahin zu beurteilen, dass das Weibchen zwei, das Männchen nur ein solches Stadium durchmacht. Es würde sich dann eine Übereinstimmung mit den meisten Krätzmilben ergeben. — Apoderma nicht beobachtet.

---

[1] Die *Demodicidae* gehören meiner Auffassung nach demselben Zweige — *Sarcoptoidea* — wie die *Sarcoptidae* an.

[2] Was Mégnin für eine apode Larve gehalten hat, ist nach Csokor (1879) das Ei. Auch will Mégnin ein Wachstum des jungen Tieres bis zum Prosoponstadium ohne jegliche Häutungen annehmen solche kommen jedoch, wie dies Csokor zur Evidenz nachgewiesen hat, ganz regelmässig vor. Ein weiteres Beispiel dafür, wie wenig Zutrauen man vielen Angaben Mégnin's schenken kann.

[3] Die Beine haben hier die Gestalt von kleinen tuberkelförmigen Stummeln.

Eriophyiformes.

Eriophyoidea.

Eriophyidae. [1]

Die von Scheuten (1857), Landois (1864) und Donnadieu (1875) gegebenen Darstellungen über die postembryonale Entwicklung gewisser Eriophyiden haben sich als durchaus irrtümlich erwiesen und können höchstens ein Kuriositätsinteresse beanspruchen. Durch die genauen Untersuchungen Nalepa's (1887; 1894; 1898 a; 1898 b) und Canestrini's (1892) wissen wir, dass die Eriophyiden in beiden Geschlechtern zwei Häutungen durchmachen, bezw. zwei Jugendstadien besitzen; dies habe auch ich selbst an vielen Arten konstatieren können. Diese beiden Jugendformen sind bekanntlich, wie die geschlechtsreifen Tiere, vierfüssig. Hierdurch wird, wie dies Canestrini (op. cit., p. 599) hervorhebt, die Interpretation der erstgenannten erschwert, indem es fraglich bleibt, ob von ihnen die erste dem Larvenstadium anderer Milben entspricht oder ob etwa die beiden Jugendformen als Nymphen zu betrachten seien. [2] Canestrini (l. c)) spricht sich für die erstere Alternative aus und auch Nalepa (1898 a; 1898 b) scheint dieser Ansicht zuzustimmen. Aus Analogie mit den Verhältnissen bei anderen Milben dürften wir wohl vorläufig, bis hierüber eine sichere Auskunft durch nähere Untersuchungen sich ergeben wird, diese Auffassung als die wahrscheinlichere betrachten. Ob die zweite Jugendform der Eriophyiden der 1., 2. oder 3. Nymphe anderer Acariden entspricht, entzieht sich noch einer sicheren Beurteilung. Das Vorhandensein nur zweier Beinpaare bei den Eriophyiden ist, wie überhaupt die wurmförmig verlängerte Körpergestalt, ganz sicher eine sekundäre Erscheinung, die durch Leben in den engen Räumen der Cecidien bedingt ist. Dem vierfüssigen Zustand der Eriophyiden eine phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen, wie dies Henking (1882, S. 609) tut, ist durchaus ungerechtfertigt. — Apoderma nicht beobachtet.

Trombidiformes.

Trombidoidea.

Trombidiidae.

Trombidiinae.

Eine sehr genaue Untersuchung der postembryonalen Entwicklung von *Trombidium fuliginosum* Herm. verdanken wir Henking (1882). Die von ihm beobachteten

[1] Betreffs der Gründe, weshalb ich die *Eriophyidae* als Repräsentanten einer eigenen Subordo betrachte, wird auf den Abschnitt über die Klassifikation der Acariden verwiesen.

[2] Mit Rücksicht darauf, dass bei den übrigen Acariden in der Regel nur ein frei bewegliches sechsfüssiges Larvenstadium vorkommt, gibt es keinen Grund, die beiden Jugendformen der Eriophyiden als „Larven" aufzufassen. Wenn Nalepa in seinen früheren Arbeiten (1887; 1894) von zwei „Larvenstadien" spricht, so will er damit augenscheinlich nicht dieselben mit zwei sechsfüssigen Jugendstadien vergleichen, sondern sie überhaupt eben nur als Jugendformen bezeichnen.

Entwicklungsstadien sind schon vorher in anderem Zusammenhange, bei der Erörterung der Apodermafrage, ziemlich eingehend besprochen worden. Indem ich des Näheren auf die dortige Darstellung verweise (vgl. oben, S. 144 f.), beschränke ich mich hier, auf eine einfache Aufzählung der verschiedenen nachembryonalen Stadien: sechsfüssige Larve, Apoderma (Nymphophanstadium, achtfüssig), freilebende Nymphe, Apoderma (Teleiophanstadium, achtfüssig), Prosopon. Henking erkannte noch nicht die wahre morphologische Bedeutung der vom Apoderma umgegebenen Jugendstadien, vermutlich weil er betreffs der Entstehung des Apoderma eine unrichtige Auffassung hatte Weil jetzt kein Zweifel darüber mehr obwalten kann, dass die betreffenden Stadien rudimentäre Nymphenstadien darstellen (vgl. oben, S. 152 f.), lassen sich die verschiedenen Jugendstadien von *Trombidium* ungezwungen direkt mit denen der Oribatiden vergleichen. Es verläuft also der postembryonale Entwicklungsgang von *Trombidium* durch ein Larven- und drei Nymphenstadien, von welchen letzteren nur das mittlere freilebend und ausgebildet ist, während das 1. und 3. rudimentär geworden sind (Apodermata). Im Ei kommt ebenfalls ein von einem Apoderma umgegebenes, mit besonderen Extremitätenscheiden versehenes Stadium (Schadonophanstadium) vor. Während sich der Embryo noch in diesem Stadium befindet, wird die Eischale gesprengt; das Tier ist aber durchaus unbeweglich. Streng genommen gehört dieses Stadium also, wenn man die Durchbrechung der Eischale als die Grenze zwischen der embryonalen und nachembryonalen Entwicklung betrachtet, gewissermassen auch zu der letzteren Periode.

Raphignathinae.

Nach Trägårdh (1904) kommen bei *Pimeliaphilus podapolipophagus* Tgdh ganz dieselben postembryonalen Entwicklungsstadien wie bei *Tromb. fuliginosum* vor. Auch ein Schadonophanstadium, jedoch ohne Ausstülpungen für die Beine und Mundteile am Apoderma, ist vorhanden; in diesem Stadium wird die Eischale gesprengt. Die alten Angaben Dugès' (1834 a) für *Raphignathus ruberrimus* Dug. sind sehr unvollständig.

Tetranychinae.

Die *Tetranychinae* sind mit den *Raphignatinae* nahe verwandt und von einigen Autoren, wie Canestrini (1890 a), Berlese (1882/93; 1899) und Oudemans (1902 c; 1904) sogar mit diesen in einer Gruppe vereinigt worden. Um so bemerkenswerter ist es, dass der nachembryonale Entwicklungsgang in den beiden Unterfamilien sich verschieden gestaltet. Nach den genauen Untersuchungen v. Hanstein's (1901) haben *Tetranychus telarius* Dugès und *T. althaeae* v. Hanst. wenigstens im weiblichen Geschlecht ein Larven- und zwei freibewegliche Nymphenstadien. Ein Apoderma ist weder in der nachembryonalen noch in der embryonalen Periode beobachtet worden; die letztgenannte Tatsache hat schon Claparède (1869) hervorgehoben. Mit Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft mit den *Raphignatinae* und weil nicht nur

bei diesen, sondern auch in verschiedenen anderen Unterfamilien der *Trombidiidae* [1] in dem nachembryonalen Entwicklungsverlauf Apodermata auftreten, die unzweideutig auf ein ursprüngliches Vorkommen dreier freilebender Nymphenstadien bei den gemeinsamen Vorfahren aller *Trombidiidae* hindeuten, dürften wir wohl füglich annehmen, dass auch die Vorfahren der *Tetranychinae* drei solche Jugendstadien besassen. Während bei den *Trombidiinae, Raphignathinae* u. A. das 1. und 3. Nymphenstadium nunmehr nur durch Apodermata vertreten werden, persistieren bei den Tetranychen noch zwei Nymphenstadien als freilebend, und eines von ihnen ist weggefallen. Ob dieser Wegfall seiner Zeit mehr allmählich, durch vermittelndes Auftreten eines Apodermastadiums, oder direkt, ohne ein solches, stattgefunden hat, muss vorläufig unentschieden bleiben Auch entzieht sich noch unserer Beurteilung die Frage, ob das eine weggefallene Stadium das 1., 2. oder 3. Nymphenstadium repräsentiert, bezw. ob die beiden noch persistierenden die 1. und 2., die 1. und 3. oder die 2. und 3. Nymphen darstellen.

Von Trägårdh ist (1904) eine zu den *Tetranychinae* gehörige, auch im geschlechtsreifen Zustande sechsfüssige Milbe, *Phytoptipalpus paradoxus* beschrieben worden, die angeblich „schon in dem larvalen Stadium, unter Wegfall des Nymphen- und Prosoponstadiums, geschlechtsreif werden“ soll (op. cit., p. 21). Ich habe schon vorher (S. 86 f.) hervorgehoben, dass ich der Ansicht Trägårdh's keineswegs beitreten kann und nachzuweisen versucht, dass das zweite sechsfüssige Stadium vielmehr, ganz in Übereinstimmung mit dem sechsfüssigen Prosoponstadium des *Podapolipus*-Männchens, tatsächlich das Prosoponstadium darstellt. Bei *Phytoptipalpus* würde das Prosopon also, wie bei *Otodectes furonis, Raillietia auris* und *Tarsonemus* (vgl. unten) unter Wegfall sämtlicher Nymphenstadien direkt aus der Larve hervorgeben. Ein sackförmiges Apoderma ist bei *Phytoptipalpus* im Ei vorhanden; auf diesem Stadien sprengt das Tier die Eischale.

Anystinae.

Die nachembryonale Entwicklung von *Pterygosoma (Geckobia) tarentulae* Tgdh, *Pt. (G.) similis* Tgdh und *Pt. (Eupterygosoma) inermis* Tgdh ist ebenfalls von Trägårdh (1904) bekannt gemacht worden. Aus seiner Untersuchung ergibt sich, dass bei den genannten drei Arten das Weibchen ganz dieselben Jugendstadien wie *Trombidium* und *Pimeliaphilus* durchläuft. Bei den beiden erstgenannten Arten haben die nachembryonalen Apodermata Ausstülpungen für die Beine, bei *Pt. inermis* sind die entsprechenden Apodermata dagegen eiförmig, d. h. ohne Ausstülpungen. „Es geht daraus

[1] Eine über noch weitere Unterfamilien der *Trombidiidae* ausgedehnte eingehende Untersuchung der postembryonalen Entwicklung wird voraussichtlich ergeben, dass solche Apodermabildungen, ausser in den in dieser Übersicht besprochenen, noch in anderen Trombidiidenunterfamilien vorkommt. So geht z. B., wie dies Henking (1882, S. 598) hervorgehoben hat, aus Frauenfeld's Beschreibung (1868) über die Entwicklung von *Rhyncholophus oedipodarum* Frauenf. (Unterfam. *Erythraeinae*) unzweideutig hervor, dass bei dieser Art ein dem Nymphophanstadium Henking's entsprechendes Apoderma auftritt. Auch die von Oudemans (1902 a) beschriebene „Überwinterungscyste“ einer *Erythraeus*-Art ist, wie dies Trägårdh (1904, S. 86, Fussnote 1) nachgewiesen hat, offenbar ein Apodermastadium (Nymphophan- oder Teleiophanstadium). Bei *Bdella* ist nach Trägårdh (1900) ein embryonales Apoderma vorhanden.

hervor, dass die Form des Apoderma von keiner systematischen Bedeutung ist“ (TRÄGÅRDH op. cit., p. 60). Im Gegensatz zu den Weibchen dürften die männlichen Prosopa direkt aus dem Larvenstadium hervorgehen. Ein embryonales Apoderma soll wenigstens bei *Pt. (G.) similis* vorkommen; ob auch bei den anderen Arten, konnte nicht festgestellt werden. Weil bei *Pt. tarentulae* „das Männchen in mehreren Hinsichten in auffallender Weise der ♀ Nymphe ähnelt“, könnte dasselbe nach TRÄGÅRDH (op. cit., p. 51) „als eine geschlechtsreife ♂ Nymphe betrachtet werden“. Anstatt hier eine Prämaturität anzunehmen, dürften wir vielleicht eher diesen Fall mit dem Verhalten von *Otodectes furonis, Raillietia auris* und *Tarsonemus* vergleichen, wo keine Prämaturität im genannten Sinne, sondern augenscheinlich ein Wegfall der zwischenliegenden Jugendstadien stattgefunden hat, um so mehr als gerade ein solcher Wegfall von Nymphenstadien unter den Acariden eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist.

Cheletinae.

Nach CLAPARÈDE (1869) treten bei *Myobia musculi* (SCHRANK) während der Embryonalperiode zwei Apodermata auf; diese Vorgänge werden von ihm als embryonale Häutungen aufgefasst (vgl. oben, S. 147). Die Milbe verlässt die Eihülle, obgleich eine teilweise Sprengung dieser ringsum am Kopfpole schon früher stattgefunden hat, erst nachdem sie das normale sechsfüssige Larvenstadium erreicht hat. In der nachembryonalen Entwicklung dieser Art sollen nach MÉGNIN (1878; 1895) ein Larven- und ein Nymphenstadium vorkommen. Dasselbe Verhalten scheinen nach TROUESSART (1895 c) auch *M. poppei* TRT und nach MÉGNIN (1878; 1880 b; 1895) *Cheletiella (Cheyletus) parasitivorax* (MÉGN.), *Ch. heteropalpa* (MÉGN.) und *Ch. macronycha* (MÉGN.) zu zeigen. Später hat jedoch MÉGNIN (1883) die Angabe betreffs *Ch. heteropalpa* dahin geändert, dass diese Art, im Gegensatz zu den beiden anderen, das Ei im achttüssigen Zustande verlassen soll. Er erwähnt jetzt eine „Larve octopode“ und eine „Nymphe octopode“. wonach diese Art zwei achtfüssige Jugendstadien besitzen würde. Weil er anscheinend die erste Form nur im Ei gesehen hat, und die beiden Formen sich vorwiegend durch verschiedene Grösse von einander unterscheiden sollen, so ist meines Erachtens noch kein genügender Beweis dafür erbracht worden, dass nicht die „achtfüssige Nymphe“ schlechthin mit einer ausgeschlüpften, herangewachsenen „achtfüssigen Larve“ identisch war. Das sechsfüssige Jugendstadium (Larvenstadium) dürfte das Tier, wie bei *Pteroptus* und Verwandten, schon im Ei durchlaufen. Ob dieses Stadium hier von einer besonderen Haut umgegeben wird, geht aus den vorhandenen Angaben nicht hervor.

Von OUDEMANS werden (1904) bei *Cheletes (Cheyletus) eruditus* (SCHRANK) ebenfalls zwei achtfüssige Jugendstadien, Protonympha und Deutonympha, beschrieben; später hat indessen derselbe Autor (1905) diese Angabe dahin berichtigt, dass die sog. „Protonympha“ die weibliche und die sog. „Deutonympha“ die männliche Nymphe darstellt, wonach also diese Art tatsächlich nur ein Nymphenstadium durchläuft, was schon von BECK (1866) angegeben worden ist. Bei derselben Art kommt noch KRAMER (1881 a;

1891) ein embryonales Apoderma vor; dagegen hat er keine nachembryonalen Apodermata finden können, Für *Sarcoborus (Harpirhynchus) nidulans* (Nitzsch) hat Mégnin (1878) ein Larven- und zwei Nymphenstadien, später (1895) aber ein Larven- und ebenfalls nur ein Nymphenstadium angegeben. Aus Nörner's Arbeit (1882 a) über *Syringophilus bipectinatus* Heller scheint hervorzugehen, dass diese Art ein Larvenstadium und ein Nymphenstadium besitzt.

Bei den *Cheletinae* dürfte somit normal ein Larven- und ein Nymphenstadium vorkommen. Ob das einzige Nymphenstadium der freilebenden Nymphe der *Trombidiinae*, *Raphignathinae*, *Anystinae* u. A. oder etwa einem der beiden vom Apoderma vertretenen entspricht, lässt sich zur Zeit nicht mit Sicherheit entscheiden. Mit Rücksicht darauf, dass bei den *Trombidiidae* gerade das mittlere Nymphenstadium am längsten zu persistieren scheint, dürften wir jedoch vielleicht vorläufig die erste Alternative für wahrscheinlicher halten.

Tarsonemidae.

Pediculoidinae.

Die nachembryonale Entwicklung von *Ped. graminum* ist im Vorhergehenden schon eingehend behandelt worden, weshalb wir uns jetzt ganz kurz fassen können. Je nachdem das Tier als Larve oder Nymphe die Mutter verlässt, gestaltet sich diese Entwicklung für die beiden Geschlechter folgendermassen. Weibchen, entweder: freilebende Larve; Apoderma (= 1. Nymphe); freilebende 2. Nymphe; Prosopon; oder: rudimentäre, apodermale Larve; Apoderma (1. Nymphe); freilebende 2. Nymphe; Prosopon. Männchen, entweder: freilebende Larve; Apoderma (1. Nymphe); Prosopon oder: rudimentäre Larve (= oben); Apoderma (= oben); Prosopon. Soweit ich aus der Darstellung Brucker's (1900) ersehen kann, hat *Pediculoides ventricosus* (Newp.) in beiden Geschlechtern kein anderes jugendliches Stadium als ein rudimentäres, apodermales Larvenstadium. [1] Bei *Podapolipus apodus* Tgdh geben nach Trägårdh (1902; 1904) die männlichen und weiblichen Prosopa direkt aus dem Larvenstadium hervor; kein Apoderma ist bei dieser Art beobachtet worden. Nach demselben Verfasser sind die abweichenden Angaben von Rovelli & Grassi (1888) betreffs *Podapolipus reconditus* Rov. & Grassi und von Berlese (1900 b) betreffs *Ped. grassii* Berl. unrichtig; der Entwicklungsgang dieser Arten dürften demjenigen von *Pod. apodus* ähnlich sein.

Tarsoneminae.

Bei *Tarsonemus (Dendroptus) kirchneri* Kr. glaubt Kramer (1876 c) zwei Häutungen beobachtet zu haben, wonach hier ein Larven- und ein Nymphenstadium vor-

[1] Die von Karpelles (1886) als *Tarsonemus intectus* beschriebene Art gehört der Gattung *Pediculoides* zu. Der genannte Autor gibt für diese Art zwei Nymphenstadien an. Seine Darstellung ist aber in vieler Hinsicht so konfus, dass wir diese Angabe vorläufig bezweifeln müssen. — Die Angaben betreffs der verschiedenen postembryonalen Stadien der *Pygmephorus*-Arten sind noch so lückenhaft und einander widersprechend, dass wir sie am besten hier ganz unberücksichtigt lassen.

kommen würde. Später (1891) hebt er aber nachdrücklich hervor, dass bei dieser Art „die achtfüssige Nymphenform ganz ausfällt". „Aus der sechsfüssigen Larve tritt sogleich das erwachsene Thier, und zwar entweder das in seiner Weise ebenso eigenthümlich gestaltete Weibchen oder das Männchen" (S. 10). Das vollständige Fehlen des Nymphenstadiums bei *Tarsonemus* wird auch von Canestrini (1892, S. 572) und Berlese (1897, S. 65) hervorgehoben. Auch ich selbst habe bei *Tars. culmicolus* E. Reut., *T. fragariae* Zimmerm. und *T. contubernalis* E. Reut. wiederholentlich konstatieren können, dass sowohl die männlichen als auch die weiblichen Prosopa direkt aus der Larve, ohne jegliche Apodermata, hervorgehen. Marchal's Vermutung (1902), dass bei *T. spirifex* March. ein Nymphenstadium vorkomme, ist auch nicht bestätigt worden. Oudeman's neuerdings (1905) gemachte Behauptung, dass bei *Tarsonemus* die Prosopa sich nicht direkt aus dem Larvenstadium entwickeln, muss demnach als unrichtig zurückgewiesen werden. Für *Disparipes bombi* Mich. und *D. exhamulatus* Mich. hat Canestrini (1888) ausser dem Larvenstadium noch ein Nymphenstadium (wenigstens für das Weibchen) angegeben. Nach den genauen Untersuchungen Michael's (1884 b; 1886 a; vgl. auch 1901, S. 126) kommt aber bei den genannten Arten ganz sicher keine Nymphe vor, sondern sie verhalten sich betreffs ihrer nachembryonalen Entwicklung ähnlich der Gattung *Tarsonemus*. Weder bei *Tarsonemus* noch bei *Disparipes* ist irgend welche Apodermabildung beobachtet worden.

Hydrachnidae.

Die von Swammerdamm (1752), De Geer (1778) und van Beneden (1850) wie auch die meisten der von Dugès (1834 b) erwähnten Notizen über die nachembryonale Entwicklung verschiedener Hydrachniden sind so fragmentarisch, dass wir dieselben hier ganz unberücksichtigt lassen müssen.

Hydryphantinae.

Nach Kramer (1891) hat *Diplodontus despiciens* (Müll.) (= *filipes* Dugès) eine freilebende Larve und ebenfalls eine freilebende Nymphe; zwischen dem Nymphen- und dem Prosoponstadium findet sich ein Apodermalstadium, und ein ähnliches kommt angeblich höchst wahrscheinlich auch zwischen dem Larven- und dem freien Nymphenstadium vor. Da die genannte Milbe auch ein embryonales Apodermalstadium besitzt, auf dem die Eischale gesprengt wird, so ist ihre Entwicklung derjenigen von *Trombidium fuliginosum* ganz ähnlich, nur mit dem Unterschied, dass dass Apoderma nicht wie bei der soeben genannten Art, Ausstülpungen für die Beine und Mundteile aufweist, ein Umstand, welcher inzwischen von gar keiner prinzipiellen Bedeutung ist (vgl. oben, S. 184). Nach Nordenskiöld (1898) verläuft die postembryonale Entwicklung mehrerer Hydrachniden auf die soeben genannte Weise.

Hygrobatinae.

Bei *Atax bonzi* Clap. sind nach Claparède (1869) und bei *Piona (Nesaea) fuscata* (Herm.) nach Kramer (1891) trotz der gerade auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit keine nachembryonalen Apodermata, sondern nur ein embryonales gefunden worden. Bei diesen Milben treten nur die beiden, bei *Diplodontus* erwähnten, frei beweglichen Jugendstadien, d. h. die Larve und die 2. Nymphe, auf. Hier sind somit aller Wahrscheinlichkeit nach die beiden bei *Diplodontus* vorkommenden Apodermalstadien, welche dem 1. und 3. Nymphenstadium entsprechen, definitiv weggefallen. Von sämtlichen Hydrachniden, deren Entwicklung bisher bekannt ist, soll sich nach Neuman (1880 a; 1880 b) *Limnesia undulata* (Müll.) (= *L. pardina* Neum.) dadurch unterscheiden, dass hier die Milbe angeblich erst im Nymphenstadium das Ei verlässt. Ich bin vorläufig von der Richtigkeit dieser Angabe nicht ohne weiteres überzeugt. Es scheint mir nämlich, dass hier ein ähnlicher Fall vorliegen könnte, wie ihn Kramer (1891, S. 7) für *Piona (Nesaea) fuscata* beschreibt. Aus den Eiern dieser Art krochen „wie es schien, lauter achtfüssige Larven hervor. Diese scheinbare Unregelmässigkeit klärte sich jedoch bei genauerem Nachsehen dahin auf, dass keine der sechsfüssigen Larven aus der Kittsubstanz hervorgekommen war, vielmehr innerhalb derselben die Larvenruhe durchgemacht hatte. Die sechsfüssige Larve führte unter diesen Umständen ihr kurzes Leben in dem engen Raume, welcher durch die äussere Oberfläche der Kittmasse begrenzt wurde“. Dass die Angaben Neuman's auch sonst nicht ganz einwandfrei sind, geht daraus hervor, dass dieser Autor ausdrücklich hervorhebt (1880 b, S. 18), dass er das sogenannte (von Apoderma umgegebene) Deutovumstadium bei den Hydrachniden überhaupt nie beobachten konnte; und doch kommt dieses Stadium bei den genannten Milben sehr verbreitet, vielleicht sogar regelmässig vor. So lange die betreffende Angabe Neuman's nicht durch erneuerte Untersuchungen bestätigt worden ist, so muss ich mich derselben gegenüber noch skeptisch verhalten. Ist diese Angabe aber richtig, so bedeutet das nur, dass hier, wie bei einigen anderen Milben, das sechsfüssige Larvenstadium schon im Ei durchlaufen wird.

Hydrachninae.

Nach Kramer (1891) stimmt die Entwicklung von *Hydrachna globosa* (De Geer) mit derjenigen von *Piona fuscata* überein; wenigstens konnte er auch keine nachembryonalen Apodermata (Nymphophan- und Teleiophanstadium) wahrnehmen, wohl aber ein embryonales. Man vergleiche hierzu noch die Mitteilung Dugès (1834 b) über die Entwicklung von *Hydrachna cruenta* (Müll.).

Halacaridae.

Nach Lohmann (1888) besitzt *Halacarus basteri* (Johnst.) (= *H. spinifer* Lohm.) ein Larven- und zwei Nymphenstadien, sämtliche freilebend, *Hal. fabricii* Lohm. dage-

gen ausser dem Larven- nur ein Nymphenstadium. TROUESSART hebt hervor (1894 a), dass das Weibchen allein zwei Nymphenstadien hat, während das Männchen nur ein solches durchläuft, was er namentlich bei *Hal chevreuxi* (TRT) ganz sicher konstatieren konnte. Der anscheinende Widerspruch zwischen den Angaben der beiden Autoren ist vielleicht dadurch zu erklären, dass LOHMANN von *Hal. basteri* weibliche, von *Hal. fabricii* männliche Individuen in dieser Hinsicht untersuchte. Apodermata sind bei den *Halacaridae* nicht beobachtet worden. Die *Halacaridae* gehören unzweifelhaft dem Verwandtschaftskreis der Trombidiiden (Prostigmata der Autoren) an, wo in verschiedenen Gruppen durch das Auftreten von Apodermalstadien das ursprüngliche Vorkommen dreier Nymphenstadien ganz deutlich zu Tage tritt. Wir dürften demnach annehmen, dass auch die *Halacaridae* von Formen mit ursprünglich drei (beweglichen) Nymphenstadien abstammen. Dagegen lässt sich zur Zeit, ebensowenig wie bei den Tetranychen, mit voller Sicherheit entscheiden, welche von den betreffenden drei Nymphen bei den *Halacaridae* persistieren. Man könnte dennoch vielleicht am ehesten der Annahme zuneigen, dass das eine dieser beiden Nymphenstadien, und zwar dasjenige, welches auch die Männchen durchlaufen, dem in den meisten übrigen Abteilungen der *Trombidoidea* allein vorkommenden freilebenden (2.) Nymphenstadium entspricht; ob die andere Nymphe der Weibchen mit der 1. oder 3. Nymphe zu homologisieren ist, bleibt aber noch unentschieden.

Gamasiformes.

Gamasoidea.

Gamasidae.[1]

MÉGNIN gibt (1876 a; vgl. auch 1874 c) für die Gamasiden im männlichen Geschlecht ein Larven- und zwei Nymphenstadien an; die Weibchen sollen noch ein drittes achtfüssiges Jugenstadium besitzen, in dem sie befruchtet werden, wonach sie angeblich die letzte Häutung durchmachen würden. Im Gegensatz hierzu hebt MICHAEL (1881) ausdrücklich hervor, dass bei sämtlichen von ihm in dieser Hinsicht untersuchten Gamasiden die Männchen stets mit den weiblichen Prosopa kopulierten, und zwar besassen diese Arten in beiden Geschlechtern eine Larve und zwei Nymphen. Mit denen MICHAEL's übereinstimmende Angaben finden sich auch bei WINKLER (1888), KRAMER (1882 c; 1891) und CANESTRINI (1892). BERLESE hat (1881 a; 1882 b; 1882 c) einen angeblich mit Polymorphismus und Parthenogenese verbundenen sehr merkwürdigen und komplizierten Entwicklungsgang bei *Gamasus*-Arten geschildert. Diese Angaben sind aber von ANNA FOÀ (1900) vollständig widerlegt worden (vgl. auch OUDEMANS 1908 a, S. 76 f.). Von dem soeben erwähnten normalen Verhalten der *Gamasidae* finden sich einige Abweichungen. Es kommt nämlich nach NITZSCH (1837), MÉGNIN (1876 a; 1895), KRAMER (1881 b; 1882 c; 1891), BERLESE (1882/1892; 1897), CANE-

[1] Ich behalte hier noch den alten, eingebürgerten Namen *Gamasidae*, der neuerdings gegen *Parasitidae* vertauscht worden ist.

strini (1885; 1892), Trouessart (1892), und Banks (1904) bei *Pteroptus*, nach Mégnin (1884) und Canestrini (1885) bei *Ophionyssus*, nach Canestrini (l. c.) vielleicht auch bei *Leiognathus* und nach Oudemans (1902 a; 1902 b; 1904) bei *Spinturnix* die Milbe erst im sechsfüssigen Stadium, d. h. als Nymphe, zur Welt. Nitzsch hat (l. c.) bei *Pteroptus vespertilionis* Duf. konstatiert, dass der Embryo vorher „nur sechs Füsse hat, also im Mutterleibe [*Pteroptus* ist vivipar] schon eine Verwandlung erfährt, welche bei vielen anderen namentlich auch parasitischen Milbengattungen erst nach der Geburt oder dem Ausschlüpfen aus dem Eie vor sich geht" (S. 328).[1] Dieselbe Beobachtung hat Oudemans (ll. cc.) bei *Spinturnix mystacina* Klti gemacht. Wenn es auch tatsächlich festgestellt worden ist, dass die soeben genannten Milben im Ei das Larvenstadium durchlaufen, so wird jedoch nicht angegeben, ob dieses Stadium etwa durch eine rudimentäre Häutung von dem nächstfolgenden (Nymphenstadium) abgegrenzt wird oder nicht. Bei *Raillietia auris* (Leidy) sind nach Trouessart (1902 a; vgl. auch 1902 b) die Nymphenstadien wenigstens im weiblichen Geschlecht völlig unterdrückt worden, so dass hier das Prosopon sich direkt aus der Larve entwickelt.

Von den bei der Mehrzahl der *Gamasidae* (und der *Uropodidae*, vgl unten) vorkommenden zwei Nymphen entspricht nach Henking (1882, S. 603) die erste „einem freien Nymphophanstadium oder der Nymphe", die zweite „der Nymphe oder einem freien Teleiophanstadium" bei *Trombidium*.[2] Noch besser lassen sich die beiden Nymphen der Gamasiden mit zwei der drei freilebenden Nymphen der Oribatiden vergleichen, wenn auch vorläufig unentschieden bleibt, ob sie als mit der 1. und 2. oder der 2. und 3. oder vielleicht mit der 1. und 3. Oribatidennymphe homolog zu betrachten sind. Bei den *Gamasidae*, ebensowenig wie bei den verwandten *Uropodidae* und den zweifelsohne demselben Hauptstamme angehörigen *Ixodoidea*, sind niemals irgendwelche Spuren postembryonaler Apodermata beobachtet worden. Es scheint in der Tat, als ob solche Apodermata ausschliesslich in dem Verwandtschaftskreis der *Trombidiformes*,[3] wo sie sehr verbreitet vorkommen, auftreten würden, und wir demnach in dem Stamme der *Gamasiformes* einen Wegfall der Nymphenstadien ohne eine ursprüngliche Vermittlung rudimentärer Apodermalstadien für wahrscheinlich halten könnten.

Uropodidae.

Die *Uropodidae* besitzen wie in der Regel die *Gamasidae*, mit denen sie unzweifelhaft nahe verwandt sind, nach den übereinstimmenden Angaben von Berlese (1882 a; 1882/1892) und Kramer (1882 c; 1891) ein Larven- und zwei Nymphenstadien. Von

[1] Die Behauptung Oudemans' (1885, S. 40), dass *Pteroptus* ein sechsfüssiges Stadium nicht durchlaufe, ist also unrichtig.

[2] Wenn ich auch betreffs dieser Homologisierung mit Henking einverstanden bin, so will ich dennoch ausdrücklich bemerken, dass es sich nicht etwa um ein von dem entsprechenden Apodermalstadium ins freie Leben eingeschobenes Stadium handelt. Gerade umgekehrt müssen wir das Apodermalstadium als das Rudiment eines ursprünglich freilebenden Stadiums auffassen.

[3] Abgesehen von dem apodermaähnlichen Zustand des Hypopus bei *Glycyphagus domesticus*.

den Nymphen ist die jüngere mehr der Larve, die ältere mehr dem Prosopon ähnlich; jene wird von einigen Autoren als „heteromorphe“, diese als „homomorphe“ Nymphe bezeichnet. Auch bei den *Uropodidae* ist kein Apoderma beobachtet worden. Betreffs der Homologisierung der beiden Nymphenstadien gilt das oben für die *Gamasidae* Gesagte.

Ixodoidea.

Argasidae.

Nach Lounsbury (1899; 1903), Fuller (1901), Theobald (1904), Hunter & Hooker (1907), Hooker (1908), Nuttall & Warburton (1908), King (1908) besitzen die *Argas*-Arten in beiden Geschlechtern ein Larven- und zwei Nymphenstadien. Bei den *Ornithodoros*-Arten scheinen inbezug auf die Anzahl der Nymphenstadien ziemlich grosse Unterschiede obzuwalten. Bei *Orn. megnini* (Dugès) kommt nach Hooker (1908) nur ein, bei *Orn. lahorensis* Neum. nach Neumann (1908; zitiert nach Nuttall & Warburton l. c.) zwei Nymphenstadien vor, bei *Orn. savignyi* (Audouin) nach Nuttall & Warburton (l. c., p. 45) „at least two nymphal stages, if not more.“ *Orn. moubata* (Murr.) soll nach verschiedenen Angaben (vgl. Nuttall & Warburton l. c., p. 48) mehrere Nymphenstadien haben; betreffs der genauen Anzahl dieser Stadien scheint indessen noch keine Klarheit zu herrschen. Auch die geschlechtsreifen Tiere von *O. moubata* sollen sich angeblich häuten. So behauptet u. A. Dönitz (1906; 1907), dass das eierlegende Weibchen sich wiederholt häutet, welche Angabe aber von Möllers (1907) in Abrede gestellt wird; nach diesem Autor sollen sich dagegen die männlichen Prosopa häuten. Christophers gibt (1906, S. 12) schlechthin an, dass „in *Ornithodoros* changes of the skin are many, and occur as the increased growth of the tick demands.“ Da die Angaben betreffs *O. moubata* einander widersprechen, so müssen wir noch weitere Tatsachen abwarten. Es scheint indessen, wenn die bisherigen Angaben richtig sind, dass bei dieser Art inbezug auf die Anzahl der Häutungen eine Anomalie vorkäme, welche mutmasslich als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten ist, die in Beziehung zu den eigenartigen Lebensgewohnheiten vorliegender Art steht (vgl. die oben zit. Arbeiten). *O. moubata* weicht auch dadurch von allen übrigen Zecken ab, dass die sechsfüssige Larve nicht die gesprengte Eihaut verlässt, sondern in der Eihülle liegen bleibt und sich in ihr häutet, sodass die achtbeinige Nymphe gleichzeitig aus Eischale und Larvenhaut herausschlüpft (Dutton & Todd 1905; Newstead 1905; Dönitz l. c.). — Apodermata sind bei den *Argasidae* nicht beobachtet worden.

Ixodidae.

Nach den übereinstimmenden Angaben mehrerer Autoren, wie Canestrini (1890, a), Curtice (1892), Marx (1892), Neumann (1896/1901), Salmon & Stiles (1901), Lounsbury (1901; 1902; 1904 a; 1904 b; 1905), Fuller (1901), Kossel etc. (1903), Motas

(1903), Schmidt (1904), Christophers (1906), Bonnet (1907), Hunter & Hooker (1907), Hooker (1908), Banks (1908), Nuttall, Cooper & Robinson (1908), Nuttall & Warburton (1908) u. A. durchlaufen die hinsichtlich ihrer Entwicklung untersuchten *Ixodidae* in beiden Geschlechtern ein Larven- und ebenfalls nur ein Nymphenstadium. Die Männchen begatten sich mit den weiblichen Prosopa. Keine postembryonalen Apodermatá, dagegen ein embryonales von Wagner (1894) bei *Ixodes calcaratus* (Bir.) und von Bonnet (1907) bei *Hyalomma aegyptium* (L.) beobachtet; vielleicht kommt ein solches allgemein bei den Ixodiden vor. Ob die einzige Nymphe der *Ixodidae* der 1., 2. oder 3. Nymphe bei den trinymphalen Acariden entspricht, muss vorläufig unentschieden bleiben.

Wir wollen jetzt der grösseren Übersichtlichkeit wegen die oben angeführten Ergebnisse in tabellarischer Form zusammenstellen; betreffs der Beurteilung gewisser einander anscheinend widersprechenden Angaben wie auch betreffs der hier angenommenen Homologie der Nymphenstadien in noch etwas unsicheren Fällen wird auf die Auseinandersetzungen im Text hingewiesen. In dieser Tabelle, wo nur die einigermassen sicheren Fälle aufgenommen werden, wird das gewöhnlich erste postembryonale Stadium, die sechsfüssige Larve, mit L, die drei aufeinander folgenden achtfüssigen Jugendstadien oder Nymphen mit N_1, N_2, N_3, die geschlechtsreifen Tiere oder Prosopa mit ♂, ♀ bezeichnet. Das Hypopusstadium der *Tyroglyphinae*, bezw. das hypopiale Stadium gewisser *Analginae* (*Falculifer* etc.), welches als die heteromorph gewordene zweite Nymphe aufzufassen ist, wird, um diesen Heteromorphismus auch typographisch hervorzuheben, durch $\mathcal{N}_2$ bezeichnet. Wenn das Hypopusstadium nicht freilebend ist, sondern innerhalb der Haut des vorhergehenden Nymphenstadiums eingeschlossen bleibt, wird das betreffende Zeichen eingeklammert ( ). Die von nachembryonalen Apodermata vertretenen Stadien, welche rudimentäre Nymphenstadien repräsentieren, werden ebenfalls durch Einklammerung der respektiven Stadien gekennzeichnet. Wenn ein gegebenes Stadium durchaus fehlt, d. h. auch nicht vom Apoderma repräsentiert wird, wird dies in der Tabelle durch einen wagrechten Strich — bezeichnet. Durch einen vertikalen Strich | wird angedeutet, auf welchem Zeitpunkt der Entwicklung die Eihülle gesprengt wird, indem dieser Strich unmittelbar demjenigen Stadium vorausgeht, in welchem diese Sprengung geschieht. Wenn hierüber Unsicherheit obwaltet, werden die Alternativen durch punktierte Vertikalstriche ¦ bemerkt. Wird das normal postembryonale Larvenstadium in die Embryonalperiode verlegt, in welchem Falle dasselbe nicht freilebend und auch mehr oder weniger stark rückgebildet worden ist, so wird das entsprechende Zeichen, wenn dieses Stadium sicher von einer besonderen Apodermalhaut vertreten wird, in runde Klammern ( ), sonst in eckige Klammern [ ] gesetzt. Die embryonalen Apodermata, die wir als Häute ursprünglich nachembryonaler Jugendstadien aufgefasst haben, welche Stadien jetzt in die Embryonalperiode verlegt worden und rudimentär geworden sind, werden mit l bezeichnet. Diese Stadien sind, mit der einzigen Ausnahme von *Dermo-*

glyphus minor, unbeweglich; sie werden demgemäss, mit dieser Ausnahme, eingeklammert. Ist das entsprechende Stadium (Deutovumstadium der Autoren) nicht mit Sicherheit von einem Apoderma umgegeben, so wird dasselbe in eckige Klammern [ ] gesetzt. Bei *Myobia musculi* kommen zwei solche Stadien vor, die wir als (l_1) und (l_2) bezeichnen; bei den übrigen Arten haben wir das betreffende Stadium dem zweiten (l_2) von *Myobia* verglichen. Das Fehlen auch dieser Stadien wird durch ein Strich — angedeutet. Wenn es fraglich erscheint, ob ein Stadium vorkommt oder nicht, wird dies mit ? bezeichnet. Hat eine Angabe nicht mit Sicherheit auf die beiden Geschlechter Bezug, so wird nur das eine Geschlecht angeführt und das andere eventuell in Klammern mit ? aufgenommen. Durch die Bezeichnung p (= partim) wird bemerkt, dass die Angabe für die betreffende Art oder Geschlecht nur zum Teil Bezug hat. In denjenigen Fällen, wo eine sichere Beurteilung der Homologie der betreffenden Nymphenstadien zur Zeit unmöglich ist, werden die verschiedenen Alternativen angeführt; wenn möglich, wird zugleich angegeben, welche von diesen Alternativen die wahrscheinlichere (w) ist.

b. Tabellarische Übersicht über die postembryonalen Stadien der Acariden.

Sarcoptiformes.

Oribatoidea.

Oribatidae.

Damaeus geniculatus (L.); *D. clavipes* (HERM.)	—	[l_2] |	L	N_1	N_2	N_3	♂, ♀
Die meisten Arten	—	— |	L	N_1	N_2	N_3	♂, ♀
Hoplophora sp. (NICOLET 1854)	—	—	[L] | N_1	N_2	N_3	♂, ♀	

Sarcoptoidea.

Sarcoptidae.

Tyroglyphinae.

Einige Arten regelmässig, andere fakultativ	—	— |	L	N_1	N_2	N_3	♂, ♀
Glycyphagus spinipes (KOCH) (p.); *G. domesticus* (DE GEER) (p) [1]	—	— |	L	N_1	(N_2)	N_3	♂, ♀
G. spinipes (p); *G. domesticus* (p)	—	— |	L	N_1	—	N_3	♂, ♀
Einige Arten fakultativ, andere regelmässig	—	— |	L	N_1	—	N_3	♂, ♀

[1] Hierher gehören aller Wahrscheinlichkeit nach auch *Trichotarsus ludwigi* TRT und *Tr. osmiae* (DUF.) mit „encystiertem" Hypopus (vgl. oben, S. 159, 161).

Analginae.

Falculifer rostratus (BUCHH.)[1]	—	—	L	N_1	N_2	N_3	♀ (p.)
„ „	—	—	L	N_1	—	N_3	♀ (p.)
„ „	—	—	L	N_1	—	—	♂
Syringobia chelopus TRT & NEUM.	—	—	L	N_1	—	N_3	♂, ♀
Dermoglyphus minor (NÖRN.)	—	l_2	L	N_1	—	?	♂, ♀
Analginae, vorherrschend	—	—	L	N_1	—	N_3	♀
„ „	—	—	L	N_1	—	—	♂

Chirodiscinae.

Labidocarpus rollinati TRT	entweder (w.)	—	—	L	N_1	—	—	♀
	oder	—	—	L	—	—	N_3	♀
Schizocarpus mingaudi TRT	entweder (w.)	—	—	L	N_1	—	—	♂, ♀
	oder	—	—	L	—	—	N_3	♀

Cytolichinae.

Cytolichus nudus (VIZ.)	—	—	L	N_1	—	N_3	♀, (♂?)
„ „	—	—	L	N_1	—	—	♂ (?)
Laminosioptes cysticola (VIZ.)	—	—	L	N_1	—	N_3	♀
„ „	—	—	L	N_1	—	—	♂

Sarcoptinae.

Die meisten Arten	—	—	L	N_1	—	N_3	♀
„ „ „	—	—	L	N_1	—	—	♂
Otodectes furonis (RAILL.)	—	—	L	N_1	—	—	♂ (p.)
„ „	—	—	L	—	—	—	♂ (p.), ♀

Demodicidae.

Demodex	—	—	L	N_1	—	N_3	♀, (♂?)
„	—	—	L	N_1	—	—	♂, (♀?)

[1] Wahrscheinlich auch einige andere, verwandte Arten.

Eriophyiformes.

Eriophyoidea.

Eriophyidae.

Eriophyinae und *Phyllocoptinae*	entweder (w.)	—	—	L	N1	—	—	♂, ♀
	oder	—	—	L	—	N2	—	
	oder	—	—	L	—	—	N3	

Trombidiformes.

Trombidoidea.

Trombidiidae.

Trombidiinae.

Trombidium fuliginosum HERM.	—	(l2)	L	(N1)	N2	(N3)	♂, ♀

Raphignathinae.

Pimeliaphilus podapolipophagus TGDH	—	(l2)	L	(N1)	N2	(N3)	♂, ♀

Tetranychinae.

Tetranychus telarius DUGÈS	entweder	—	—	L	N1	N2	—	♀, (♂?)
	oder	—	—	L	N1	—	N3	
T. althaeae v. HANST.	oder	—	—	L	—	N2	N3	
Phytoptipalpus paradoxus TGDH[1]		—	(l2)	L	—	—	—	♂, ♀

Anystinae.

Pterygosoma similis TGDH	—	(l2)	L	(N1)	N2	(N3)	♀
„ „	—	(l2)	L	—	—	—	♂
Pt. tarentulae TGDH, *Pt. inermis* TGDH	—	?	L	(N1)	N2	(N3)	♀
„ „ „	—	?	L	—	—	—	♂

Cheletinae.

Myobia musculi (SCHRANK)	(l1)	(l2)	L	—	N2	—	♂, ♀
Cheletes eruditus (SCHRANK)	—	(l2)	L	—	N2	—	♂, ♀

[1] Betreffs der Motivierung meiner von derjenigen TRÄGARDH's abweichenden Auffassung siehe oben, S. 86 f., 183.

Arten verschiedener Gattungen	—	— |	L	—	N_2	—	♂, ♀
Cheletiella heteropalpa (Mégn.)	—	—	[L]	— |	N_2	—	♂, ♀

Tarsonemidae.

Pediculoidinae.

Pediculopsis graminum (E. Reut.)	—	— |	L	(N_1)	N_2	—	♀
	—	— |	L	(N_1)	—	—	♂
	—	—	(L)	(N_1) |	N_2	—	♀
	—	—	(L)	(N_1)	—	— |	♂
Podapolipus apodus Tgdh	—	— |	L	—	—	—	♂, ♀
Pediculoides ventricosus (Newp.)	—	—	(L)	—	—	—	♂, ♀

Tarsoneminae.

Tarsonemus-Arten, *Disparipes*-Arten	—	— |	L	—	—	—	♂, ♀

Hydrachnidae.

Hydryphantinae.

Diplodontus despiciens (Müll.)	— |	(l_2)	L	(N_1)	N_2	(N_3)	♂, ♀

Hygrobatinae.

Atax bonzi Clap., *Piona fuscata* (Herm.)	— |	(l_2)	L	—	N_2	—	♂, ♀

Hydrachninae.

Hydrachna globosa (De Geer)	— |	(l_2)	L	—	N_2	—	♂, ♀

Halacaridae.

Halacarus chevreuxi (Trt) entweder	—	— |	L	N_1	N_2	—	♀
oder	—	— |	L	—	N_2	N_3	
oder	—	— |	L	N_1	—	N_3	

Halacarus chevreuxi (TRT)	entweder	—	—	L	N_1	—	—	♂
	oder	—	—	L	—	N_2	—	
	oder	—	—	L	—	—	N_3	
Hal. basteri (JOHNST.)	entweder	—	—	L	N_1	N_2	—	♀, (♂?)
	oder	—	—	L	—	N_2	N_3	
	oder	—	—	L	N_1	—	N_3	
Hal. fabricii LOHM.	entweder	—	—	L	N_1	—	—	♂, (♀?)
	oder	—	—	L	—	N_2	—	
	oder	—	—	L	—	—	N_3	

Gamasiformes.

Gamasoidea.

Gamasidae.

In der Regel, soweit bekannt	entweder	—	—	L	N_1	N_2	—	♂, ♀
	oder	—	—	L	—	N_2	N_3	
	oder	—	—	L	N_1	—	N_3	
Pteroptus	entweder	—	—	[L]	N_1	N_2	—	♂, ♀
Ophionyssus, (Leiognathus?)	oder	—	—	[L]	—	N_2	N_3	
Spinturnix	oder	—	—	[L]	N_1	—	N_3	
Raillietia auris (LEIDY)		—	—	L	—	—	—	♀

Uropodidae.

Regelmässig, soweit bekannt	entweder	—	—	L	N_1	N_2	—	♂, ♀
	oder	—	—	L	—	N_2	N_3	
	oder	—	—	L	N_1	—	N_3	

Ixodoidea.

Argasidae.

Argas-Arten	entweder	—	—	L	N_1	N_2	—	♂, ♀
Ornithodoros lahorensis NEUM.[1]	oder	—	—	L	—	N_2	N_3	
O. savignyi (AUD.) ?	oder	—	—	L	N_1	—	N_3	

[1] *O. moubata* (MURR.) muss wegen der Unsicherheit betreffs der Anzahl der Nymphenstadien hier weggelassen werden.

O. megnini (Dugès)	entweder	—	—	L	N_1	—	—		♂, ♀
	oder	—	—	L	—	N_2	—		
	oder	—	—	L	—	—	N_3		

Ixodidae.

Ixodes calcaratus (Bir.)	entweder	—	(l_2)	L	N_1	—	—	♂, ♀
Hyalomma aegyptium (L.)	oder	—	(l_2)	L	—	N_2	—	
	oder	—	(l_2)	L	—	—	N_3	
Die übrigen *Ixodidae*, soweit bekannt	entweder	—	?	L	N_1	—	—	♂, ♀
	oder	—	?	L	—	N_2	—	
	oder	—	?	L	—	—	N_3	

12. Zurückführung der anscheinend willkürlichen Mannigfaltigkeit der postembryonalen Entwicklung auf eine allmähliche Abkürzung derselben. — Einheitliche Auffassung dieser Erscheinung.

Obgleich die obige tabellarische Übersicht nur einen kleinen Bruchteil der Acariden umfasst und wenn auch infolge der ungenauen Angaben einiger Autoren vielleicht eine Missdeutung bei der Beurteilung einzelner Fälle stattgefunden haben kann, so dürfte dennoch eine Vergleichung des Entwicklungsganges bei den verschiedenen Gruppen und Arten schon einige allgemeine Schlüsse gestatten.

Betrachten wir zunächst die *Sarcoptiformes*. In diesem Verwandtschaftskreis kommen bei den *Oribatoidea* ausser der Larve ganz regelmässig drei homomorphe, freilebende Nymphen vor. Bei den *Tyroglyphinae* welche unzweifelhaft die ursprünglichste Unterfamilie der *Sarcoptidae* darstellen, ist die mittlere der drei freilebenden Nymphen heteromorph geworden; dieselbe sinkt bei einigen Arten zu einem rückgebildeten, mitunter apodermaähnlichen Zustand herab und ist bei vielen Arten fakultativ, bei anderen schon regelmässig und definitiv weggefallen. Bei den *Analginae*, die sich ebenfalls den übrigen Unterfamilien der *Sarcoptidae* gegenüber als noch verhältnismässig wenig abgeleitet dokumentieren, tritt das mittlere Nymphenstadium mitunter noch als eine heteromorphe Nymphe auf. Bei der überwiegenden Mehrzahl der *Analginae* ist aber dieses Stadium schon gänzlich aus der ontogenetischen Entwicklungsreihe verschwunden. Es treten hier also, wenigstens im weiblichen Geschlecht, zwei Nymphen auf, während im männlichen Geschlecht noch ein weiteres Nymphenstadium, vermutlich das 3., ausgefallen ist. Bei den *Chirodiscinae* persistiert von den Nymphen nur eine, die 1. oder 3., und auch diese Nymphe ist stark verkümmert und transitorisch. Bei den *Cytolichinae* und *Sarcoptinae* finden sich, wie bei den meisten *Analginae*, in der Regel im weiblichen Geschlecht zwei Nymphen, die 1. und 3., im männlichen nur eine, vermutlich die 1. Unter den *Sarcoptinae* kann bei *Otodectes furonis* das Männchen noch gelegentlich ein

Nymphenstadium durchlaufen, in anderen Fällen dagegen, wie regelmässig im weiblichen Geschlecht, geht das Prosopon direkt aus der sechsfüssigen Larve hervor. Bei den *Demodicidae* kommen entweder zwei (♀; ♂?) oder eine (♂; ♀?) Nymphe vor.

Hieraus geht nun unzweideutig hervor, dass innerhalb der *Sarcoptiformes* eine unverkennbare Neigung zur Verkürzung der nachembryonalen Entwicklung sich geltend macht. Diese Verkürzung geschieht auf Kosten der Nymphenstadien, die sukzessive unterdrückt werden. Eingeleitet wird diese Verkürzung durch das Heteromorphwerden des mittleren Nymphenstadiums, welches dann sozusagen in Schwankung gebracht wird. Es verdient Beachtung, dass gerade dieses (2.) Nymphenstadium zuerst aus der postembryonalen Entwicklungsreihe wegfällt. Dann wird mutmasslich das 3. Nymphenstadium, wobei die Männchen den Weibchen voraneilen, und schliesslich auch das 1. Nymphenstadium direkt, d. h. ohne Vermittlung von Apodermalstadien, völlig unterdrückt, so dass ein Endresultat der Verkürzung erreicht wird (*Otodectes furonis*), wo in der nachembryonalen Entwicklung (ausser dem Prosoponstadium) nur ein Jugendstadium, die sechsfüssige Larve, auftritt. — In einem, jedoch noch etwas zweifelhaften Falle (*Hoplophora* sp.), kommt unter den *Sarcoptiformes* eine geringe Verkürzung der nachembryonalen Entwicklung durch Verlängerung der Embryonalperiode, so dass das sonst freilebende Larvenstadium im Ei durchlaufen wird, zustande. Eine noch bedeutendere Verlängerung der Embryonalperiode scheint bei einer *Tyroglyphus*-Art vorzukommen (vgl. oben, S. 174). Eine embryonale Häutung kommt, soviel bekannt, nur bei einigen *Damaeus*-Arten vor. Dagegen tritt, soweit man aus den Angaben Nörner's zu urteilen im Stande ist, bei *Dermoglyphus minor* ein vermutlich dem Schadonophanstadium entsprechendes, freilebendes und schwach bewegliches Stadium auf, ein Fall, der sonst nirgends unter den Acariden bekannt ist.

In dem Verwandtschaftskreis der *Trombidiformes* [1] findet sich unter den *Trombidiidae* bei den Unterfamilien *Trombidiinae* und *Raphignathinae* sowie unter den *Hydrachnidae* bei den *Hydryphantinae* in beiden Geschlechtern, in jener Familie bei den *Anystinae* dagegen nur im weiblichen Geschlecht, ein postembryonaler Entwicklungsgang, der unzweifelhaft auf ein einstiges Vorkommen dreier Nymphenstadien hindeutet. Von diesen Nymphenstadien persistiert in den genannten Unterfamilien nur das mittlere (2.) als freilebende Nymphe, während das 1. und 3. in verkümmertem Zustande als Apodermalstadien auftreten. Unter den *Pediculoidinae* kommt bei *Pediculopsis graminum* im weiblichen Geschlecht ausser dem freilebenden nur ein apodermales (mutmasslich der 1. Nymphe entsprechendes) Nymphenstadium vor. Bei den in der Tabelle angeführten Arten der *Hygrobatinae* und *Hydrachninae* (*Atax*-, *Piona*-, *Hydrachna*-Arten) sowie bei mehreren *Cheletinae* sind jene beiden von Apoderma vertretenen Nymphenstadien (das 1. und 3.) weggefallen, so dass hier das mittlere (2.) allein und zwar als freilebendes übrig bleibt. Bei dem Männchen von *Ped. graminum* ist nur noch ein Nymphensta-

[1] In dem kleinen Formenkreis der *Eriophyiformes* ist die Abkürzung schon allgemein und weit fortgeschritten. Wir wollen uns deshalb mit dieser Gruppe hier nicht weiter aufhalten.

dium, und zwar in Übereinstimmung mit dem Weibchen wahrscheinlich das 1., als Apodermalstadium vorhanden. In verschiedenen Gruppen, so bei den in der Tabelle angeführten *Pterygosoma*-Arten (*Anystinae*) im männlichen Geschlecht, sowie bei *Podapolipus apodus* (*Pediculoidinae*) und bei den *Tarsonemus*- und *Disparipes*-Arten (*Tarsoneminae*) in beiden Geschlechtern, sind schliesslich sämtliche Nymphenstadien definitiv weggefallen. Wir finden also auch unter den *Trombidiformes*, obgleich in den einzelnen Gruppen nicht immer den gleichen Schritt haltend, eine Verkürzung der nachembryonalen Entwicklung auf Kosten der Nymphenstadien, welche Verkürzung zu ganz demselben Endresultat, aber hier offenbar auf verschiedenem Wege, führt. In vollem Gegensatz zu den *Sarcoptiformes* ist es hier das 2. Nymphenstadium, welches in der Regel am längsten persistiert.

Unter den *Trombidiformes* können bei den *Tetranychinae* wie auch bei den *Halacaridae* noch zwei freibewegliche Nymphenstadien vorkommen. Dieser Umstand im Verein mit der Tatsache, dass in keinem anderen Hauptstamme der Acariden das 1. oder 3. Nymphenstadium durch ein Apodermalstadium vertreten wird, scheint mir darauf hinzudeuten, dass die Rückbildung der betreffenden Nymphenstadien aus dem freilebenden in den apodermalen Zustand erst innerhalb der *Trombidiformes* stattgefunden hat. Nach unseren bisherigen Erfahrungen kommen unter den *Halacaridae*, bei gewissen Arten wenigstens im weiblichen Geschlecht (vielleicht auch im männlichen), zwei, bei anderen Arten sicher im männlichen (vielleicht auch im weiblichen) nur ein Nymphenstadium vor. Unter den *Tetranychinae* besitzen die beiden in dieser Hinsicht genau untersuchten *Tetranychus*-Arten wenigstens im weiblichen Geschlecht (ob auch im männlichen?) zwei freilebende Nymphenstadien. Bei dem ebenfalls den *Tetranychinae* angehörigen *Phytoptipalpus paradoxus* sind aber die Nymphenstadien gänzlich verschwunden, so dass auch hier dasselbe Endresultat der Verkürzung, wie in den oben erwähnten Fällen, erreicht worden ist. Ob das Verschwinden desjenigen Nymphenstadiums, welches bei den *Tetranychinae* und *Halacaridae* zuerst weggefallen und anscheinend hier gegenwärtig nicht mehr vorkommt, ursprünglich durch das Auftreten eines entsprechenden Apodermalstadiums vermittelt worden ist, kann, wie schon vorher hervorgehoben, zur Zeit nicht entschieden werden.

In einigen Fällen können wir auch unter den *Trombidiformes* eine Verkürzung der nachembryonalen Entwicklung durch Verlängerung der Embryonalperiode bemerken und zwar bei *Cheletiella heteropalpa*, vielleicht bei *Limnesia undulata* (*pardina*) (vgl. oben, S. 187), ferner bei *Pediculopsis graminum* und *Pediculoides ventricosus*. Am weitesten ist diese Erscheinung bei den beiden zuletzt genannten Arten gegangen. Bei *Ped. graminum* umfasst bei der intrauterinen Entwicklung die Embryonalperiode im weiblichen Geschlecht das Larven- und 1. Nymphenstadium (beide durch Apodermata vertreten), im männlichen Geschlecht, welches dieselben Apodermata aufweist, schlüpft die Milbe erst als Prosopon aus der Eihaut aus. Bei *Pediculoides ventricosus* schliesslich verlassen die beiden Geschlechter als Prosopa die Eihaut; hier ist auch das nymphale Apoderma weggefallen und nur das larvale persistiert.

Bei *Myobia musculi* finden zwei embryonale Häutungen statt, der einzige bis-

her bekannte Fall unter den Acariden. Eine embryonale Häutung (Schadonophanstadium, Henking) kommt unter den *Trombidiformes* recht verbreitet vor und zwar wird die Eihaut in den meisten Fällen auf diesem Stadium gesprengt, bezw. abgeworfen. Diese Fälle bilden also gewissermassen ein Gegenstück zu dem Verhalten bei *Dermoglyphus minor*, jedoch mit dem Unterschied, dass das junge Tier in den genannten Fällen, auch wenn das Apoderma besondere Ausstülpungen für die Beine und Mundteile besitzt, stets unbeweglich ist, während die sogenannte vierfüssige Larve von *D. minor* fortzukriechen imstande ist. Betreffs der morphologischen Auffassung dieser Stadien wird übrigens auf das oben (S. 150, 176 f.) gesagte verwiesen.

In dem Verwandtschaftskreis der *Gamasiformes* kommen in der Regel bei den *Gamasoidea (Gamasidae* und *Uropodidae)*, sowie unter den *Ixodoidea* bei *Argas* und gewissen *Ornithodoros*-Arten [1] ausser dem Larvenstadium in beiden Geschlechtern zwei freilebende Nymphenstadien, bei *Ornithodoros megnini (Argasidae)* und soweit bekannt regelmässig bei den *Ixodidae*, ebenfalls in beiden Geschlechtern, ein Larven- und nur ein Nymphenstadium vor. Unter den *Gamasidae* findet sich eine Art, *Raillietia auris*, bei welcher wenigstens im weiblichen Geschlecht die Nymphenstadien sämtlich weggefallen sind, so dass sich hier die sechsfüssige Larve direkt in das Prosopon entwickelt. Wir können also auch in dem Hauptstamme der *Gamasiformes* eine Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung bemerken, welche schliesslich zu demselben Endresultat, wie in den beiden vorher besprochenen grösseren Hauptstämmen führt.

Unter den *Gamasiformes* sind bisher nur zwei Nymphenstadien mit Sicherheit bekannt. Mit Rücksicht darauf, dass in den beiden anderen Hauptstämmen *(Sarcoptiformes, Trombidiformes)* — die mit einander viel entfernter verwandt zu sein scheinen, als die *Gamasiformes* und *Trombidiformes* unter sich — in der postembryonalen Entwicklung drei Nymphenstadien auftreten (sie mögen sämtlich frei beweglich sein oder teils von Apodermalstadien vertreten werden), dürften wir aber mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch die Vorfahren der *Gamasiformes* — ja überhaupt sämtliche Acaridenstämme — früher drei freie Nymphenstadien besassen. Dieser Schluss erscheint mir um so mehr berechtigt, da wir auch innerhalb der *Gamasiformes* eine Neigung zur Abkürzung der postembryonalen Entwicklung auf Kosten der Nymphenstadien tatsächlich konstatieren können und es somit nahe liegt, anzunehmen, dass diese Neigung hier schon zum allgemeinen Wegfall eines der ursprünglich drei Nymphenstadien geführt habe. Vielleicht wird es noch gelingen, unter den *Gamasiformes* bei irgendwelcher Art das gegenwärtig allgemein fehlende Nymphenstadium aufzufinden [2]. Bei den *Gamasiformes* sind im Gegensatz zu den *Trombidiformes* nie irgendwelche Spuren postembryonaler Apodermata wahrgenommen worden. Es fehlt uns deshalb zur Zeit ein handgreiflicher Beweis für die ehemalige Existenz eines dritten Nymphenstadiums in diesem Verwandtschaftskreis, und wir sind daher gezwungen, vorläufig nur

---

[1] Betreffs der bei *Orn. moubata* vorkommenden Anomalie vgl. oben, S. 190.

[2] Vielleicht kommen bei den *Holothyridae*, die von mir zu den *Gamasiformes* gerechnet werden, drei Nymphenstadien vor (vgl. Thon 1906).

mit Wahrscheinlichkeitsgründen zu rechnen. Das gänzliche Fehlen der nachembryonalen Apodermata bei den *Gamasiformes* deutet vielleicht darauf, dass in diesem Hauptstamme der Wegfall der Nymphenstadien stets ohne Vermittlung eines apodermalen Zustandes geschieht. Andererseits finden für die etwaige Vermutung, dass bei den *Gamasiformes*, wie bei den *Sarcoptiformes*, der Wegfall des zuerst verschwundenen Nymphenstadiums durch eine hypopusartige Veränderung dieses Stadiums eingeleitet worden wäre, gar keine Anhaltspunkte[1]. Es erscheint mir demnach sehr wahrscheinlich, dass in dem Verwandtschaftskreis der *Gamasiformes* die Verkürzung der nachembryonalen Entwicklung weder durch einen hypopusartigen noch durch einen apodermalen Zustand irgend welchen Nymphenstadiums vermittelt worden wäre, sondern a u f e i n e m d r i t t e n W e g e, d u r c h d i r e k t e n A u s f a l l d e r b e t r e f f e n d e n S t a d i e n s t a t t g e f u n d e n hat.

In einigen Gattungen (*Pteroptus, Ophionyssus, Leiognathus?, Spinturnix*) wird die Embryonalperiode in dem Masse verlängert, dass sie auch das Larvenstadium umfasst. Auch in dieser Hinsicht liegt also in den drei Hauptstämmen der Acariden gewissermassen eine parallele Erscheinung vor. — Embryonale Apodermata sind bisher nur bei einigen *Ixodidae* beobachtet worden.

Wenn wir uns jetzt des schon einmal zitierten Ausspruches Kramer's (1891, S. 13) erinnern, „zu entscheiden, ob das Vorhandensein von drei Nymphenstadien zwischen Larve und reifem Thier, oder von zwei solchen, oder von einem einzigen solchen oder gar von gar keinem als die Norm anzusehen sei, ist vorläufig für den vergleichenden Beobachter ein Ding der Unmöglichkeit“, so dürften wir zugeben, dass dieser Ausspruch nunmehr nicht zutreffend ist. Es kann nämlich wohl kein Zweifel mehr darüber obwalten, dass das Vorkommen von drei Nymphenstadien einen ursprünglicheren Zustand repräsentiert, sowie dass das Auftreten von zwei, einem oder keinem solchen auf eine allmähliche Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung durch mittelbare oder unmittelbare Unterdrückung der Nymphenstadien zurückzuführen ist. „Wird die Gesammtheit der — — Entwicklungsreihen betrachtet, so fällt die grosse Mannigfaltigkeit, die darin herrscht, sogleich ins Auge, und mit ihr die Schwierigkeit, sie auf eine gemeinsame Regel zurückzuführen, an welche bei der offenbaren Zusammengehörigkeit aller Milben wenigstens gedacht werden könne“ sagt Kramer an einer anderen Stelle (S. 12) derselben Arbeit. Dass in dem nachembryonalen Entwicklungsverlauf der Acariden in

[1] In einer Gruppe (*Uropodidae*) kommt zwar wenigstens bei mehreren Arten ein Nymphenstadium vor, in dem das Tier sich verschiedener Insekten etc. als Träger bedienen kann. Diese Nymphe haftet sich vermittelst eines aus der Afteröffnung austretenden schleimartigen, in der Luft erstarrenden Sekretes gelegentlich an Insekten oder andere Kleintiere an, aber ebenso oft an allerlei auch ganz unbewegliche Gegenstände. Die betreffende Nymphe, die dem Prosopon sehr ähnlich ist und auch ihre Mundteile ganz normal ausgebildet hat, kann keineswegs mit dem von den übrigen Entwicklungsstadien ganz abweichenden Hypopus der *Tyroglyphinae* verglichen werden.

der Tat eine sehr grosse Mannigfaltigkeit herrscht, kann nicht geleugnet werden. Die Ergebnisse, zu denen die obige kritische Darstellung geführt hat, dürften aber zu dem Ausspruch berechtigen, dass nunmehr keine unüberwindlichen Schwierigkeiten bestehen für den Versuch, diese Mannigfaltigkeit „auf eine gemeinsame Regel zurückzuführen".

Diese Regel lautet: Innerhalb der Acariden macht sich allgemein eine Neigung zur Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung durch Unterdrückung der ursprünglich wenigstens in der Dreizahl vorhandenen Nymphenstadien geltend. Diese Unterdrückung kann auf verschiedenen Wegen erfolgen. Sie kann durch heteromorphe Veränderung eines Nymphenstadiums (Hypopus) eingeleitet werden (*Sarcoptiformes*), sie kann zuerst durch Verkümmerung gewisser Nymphenstadien, die zu Apodermalstadien herabsinken, vermittelt werden (*Trombidiformes*), oder vielleicht durch direkten Wegfall der betreffenden Nymphenstadien (*Gamasiformes*), nicht selten auch durch Vereinigung dieses letzten Modus mit dem einen oder anderen der beiden vorher erwähnten, zustande kommen. Die Mannigfaltigkeit wird teils eben durch die verschiedenen Wege der Unterdrückung erklärt, teils dadurch, dass die Abkürzung, sie mag auf dem einen oder anderen Weg erfolgen, mehr oder weniger weit fortgeschritten ist. Diese Abkürzung kann nämlich in verschiedenen Familien desselben Hauptstammes, in verschiedenen Unterfamilien derselben Familie, in verschiedenen Gattungen derselben Unterfamilie, in verschiedenen Arten derselben Gattung, in verschiedenen Geschlechtern derselben Art, bei verschiedenen Individuen desselben Geschlechtes derselben Art sich eben auf verschiedenen Etappen befinden, überall findet aber eine Abkürzung statt [1], und gerade diese Erscheinung bildet den gemeinsamen Zug, der wie ein roter Faden die postembryonale Entwicklung der ganzen Acaridenordnung durchläuft. Hier finden wir den Ariadnefaden, der uns aus der Labyrinth der anscheinend vollkommenen Unregelmässigkeit und Willkürlichkeit in der postembryonalen Entwicklung der Acariden (vgl. oben, S. 143) führt. Diese Abkürzung kann in den drei grösseren von mir angenommenen Hauptstämmen der Acariden (*Sarcoptiformes*, *Gamasiformes*, *Trombidiformes*) zu demselben Endresultat, von einem ursprünglich trinymphalen zu einem anymphalen Entwicklungstypus führen, aber, wie oben hervorgehoben, je auf verschiedenem Wege. Der anymphale Entwicklungstypus ist also innerhalb jedes Stammes selbständig, heterophyletisch, entstanden. Es handelt sich hier demnach nicht um eine wirkliche Homophylie, sondern nur um eine Homomorphie.

In einigen Fällen kommt eine Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung auch durch eine mehr oder weniger weit fortgeschrittene Verlängerung der Embryonalperiode zustande. Mitunter kann bei einer und derselben Art die Abkürzung sowohl hierdurch als durch Unterdrückung der nachembryonalen Nymphenstadien stattfinden. Dies ist z. B. in ausgeprägter weise mit *Ped. graminum* der Fall. Nach der üblichen Auffassung reicht die Periode der embryonalen Entwicklung „von der Befruchtung des Eies bis zum Ausschlüpfen des Individuums aus den Eihüllen oder Embryonalhüllen resp. bis zur Geburt und dem Antritt eines freien, selbständigen Lebens" (KORSCHELT & HEIDER 1902,

[1] Eine Ausnahme scheint angeblich *Ornithodoros moubata* zu bilden (vgl. oben, S. 190).

S. 4). Nach dieser Definition stellen bei dem intrauterinen Entwicklungsmodus von *Ped. graminum* (wegen des unabhängig davon stattgefundenen Wegfalles des letzten (♀), bezw. der zwei letzten (♂) Nymphenstadien) im weiblichen Geschlecht ein Nymphen- und das Prosoponstadium, im männlichen Geschlecht nur das Prosopon, die einzigen, bezw. das einzige nachembryonale Stadium dar. Bei dieser Milbe können somit ganz dieselben Stadien, das Larven- und das 1. (apodermale) Nymphenstadium, entweder postembryonal oder embryonal verlaufen und sie werden in beiden Fällen durch Häutungen vertreten. Dieser Umstand beweist, dass zwischen der Embryonalperiode und der Postembryonalperiode (in dem oben erwähnten Sinne) keineswegs immer scharfe Grenzen existieren, sowie dass jene Definition eine ziemlich willkürliche und keine prinzipielle ist, was ja auch von den soeben genannten Autoren hervorgehoben wird (op. cit., p. 5).

13. Häutungsvorgänge, Ruhezustände und innere Prozesse.

Es ist eine schon längst bekannte Tatsache, dass bei sehr vielen Milben, die ganz verschiedenen Familien angehören, der Übergang aus einem gegebenen nachembryonalen Stadium in das nächstfolgende von einem Erstarrungszustand eingeleitet wird, der bei verschiedenen Arten und in verschiedenen Entwicklungsstadien derselben Art, ja bei verschiedenen Individuen, eine recht verschiedene Dauer haben kann. In einigen Fällen dauert diese Ruhe nur einige wenige Tage, in anderen mehrere Wochen ja monatelang [1]. Dieser Zustand und die während desselben äusserlich wahrnehmbaren Vorgänge sind schon oben (S. 133) kurz für *Ped. graminum* charakterisiert worden. Da die genannte Ruheperiode wenigstens den Fachmännern allgemein bekannt ist und auch mehrmals in der Litteratur Erwähnung gefunden hat, brauche ich mich nicht hier mit einer ausführlichen Beschreibung derselben aufzuhalten.

Betreffs der inneren Vorgänge, welche die Häutungsprozesse der Milben begleiten, haben verschiedene Autoren z. T. einander recht widersprechende Angaben gemacht. Von einigen Autoren werden diese Vorgänge als ganz durchgreifend betrachtet. Die verschiedenen Organsysteme, bezw. der ganze Körper soll einer vollständigen Auflösung verfallen und in eine amorphe Sarcodemasse umgewandelt werden, ja sogar zu einem mit dem Ei vergleichbaren Zustand zurückkehren. Diese Auffassung ist vor allem von Gudden (1855), Küchenmeister (1855) und Mégnin (verschiedene Arbeiten) vertreten worden. Es mögen hier zur Charakterisierung dieser Auffassung einige der betreffenden Aussprüche wörtlich angeführt werden.

So schreibt Gudden (l. c., p. 28): „Sie [die Häutung] besteht gewissermassen in einer Rückkehr der Milbe in den Embryonalzustand, in dem die Milbenhaut wieder zur

[1] In denjenigen Fällen, wo bei gewissen Tyroglyphinen ein „encystierter“ Hypopus vorkommt, hat diese Ruhe anscheinend eine sehr lange Dauer, indem sie sich sogar über mehrere Monate erstreckt (vgl. Michael 1888 b, S. 294; Trouessart 1904 a; Jensen 1908). Hierbei ist aber zu bemerken, dass diese Ruhe nicht etwa mit der Häutungsruhe schlechthin gleichzusetzen ist, sondern eine von dem Eingeschlossensein bedingte Ruhe bedeutet, die der ganzen Dauer des Hypopus-Stadiums entspricht.

Eischale wird. So weit es die Konsolidation der letzteren gestattet (um so weniger, je älter die Milbe ist) nähert sich ihre Form dem ursprünglichen Eiovale. — — Unterdessen verwandeln sich — — sämmtliche innere Theile wieder in eine amorphe Masse, wie die des Eies war, und aus dieser erst gestaltet sich, in derselben Weise, wie beim Ei, das neue Thier". KÜCHENMEISTER sagt betreffs der Häutung der Milben: „Der Inhalt ihres Leibes zerfällt indessen in eine amorphe Masse, fast wie im Ei und bei seiner Furchung" (op. cit., p. 399). Und MÉGNIN sagt (1874 a, S. 1659): „Quand la larve hexapode ou la nymphe octopode d'un Psoropte, d'un Tyroglyphe, etc., va muer, elle dévient inerte et comme morte; puis on voit ses membres et son rostre se vider par une sorte du liquéfaction des muscles et autres parties molles qu'ils contiennent. Le produit de cette liquéfaction — — s'entoure d'une véritable membrane blastodermique, et un véritable oeuf est ainsi constitué dans le corps de l'animal, qu'il remplit presque en entier. Cet oeuf secondaire présente ensuite identiquement les mêmes phases que l'oeuf primitif qui a donné naissance à la larve". In anderen Arbeiten spricht er sich folgendermassen aus: „Lorsqu'une larve veut prendre les caractères du second âge, comme aussi lorsque l'une quelconque des mues va s'operér, le petit animal dévient inerte comme un cadavre, et l'on voit dans son intérieur se passer un curieux phénomène qui rappelle tout à fait celui qui se passe dans l'oeuf: tous les organes internes, toujours très peu distincts, aussi bien que ceux qui sont contenus dans les pattes, se résolvent en une matière demifluide, comme sarcodique, qui se concentre dans le tronc, s'enveloppe d'une sorte de *membrane blastodermique* qui se comporte absolument comme le blastoderme de l'oeuf et se mamelonne comme lui" (MÉGNIN 1879, S. 136 f.; vgl. auch 1880 a, S. 214; 1892, S. 9; 1895, S. 214 f.; ferner ROBIN & MÉGNIN 1877, S. 242, 404). Nach MÉGNIN soll sich ein derartiger Vorgang bei den Häutungen aller Acariden abspielen [1]. Es verdient vor allem hervorgehoben zu werden, dass er ausdrücklich auch für die *Gamasidae* eine ähnliche Angabe macht, wie dies aus dem folgenden Ausspruch hervorgeht, der auf diese Milben Bezug hat: „Il y a — — liquéfaction de tous les organes internes, formation d'un nouvel oeuf qui se segmente, bourgeonne, donne naissance à de nouveaux membres, de nouveaux organes tout à fait indépendants des premiers, si bien que ce travail s'opère souvent hors de leur cavité" (1876 a, S. 323).

NÖRNER akzeptiert (1882 a; 1882 b) die Auffassung MÉGNIN's, obgleich seine eigenen Befunde z. T. damit in offenbarem Widerspruch stehen. Er sagt nämlich be-

[1] In verschiedenen Arbeiten hat MÉGNIN die diesbezüglichen Angaben CLAPARÈDE's (1869) für *Atax* ganz irrig wiedergegeben. Er sagt (1879, S 137 f. Fussnote): CLAPARÈDE — — — avait déjà montré qu'à chacune des trois périodes, ou âges, à la suite desquelles cet acarien aquatique acquiert une forme plus parfaite, il retourne littéralement à l'état d'*oeuf;* ainsi, de même que la larve est sortie d'un oeuf, la nymphe octopode sort aussi d'un oeuf qui succède à la larve, et l'animal adulte sort d'un oeuf qui succède à la nymphe octopode. Ce qui se passe chez les Sarcoptides et autres acariens est identiquement le même phénomène; seulement, ici, les oeufs de nouvelle formation restent enformés dans l'ancienne enveloppe, qui, chez les *Atax*, disparaît, probablement en se dissolvant [sic!] dans l'eau dans laquelle vit l'animal" (vgl. auch MÉGNIN 1895, S. 215 Fussnote 2 und ROBIN & MÉGNIN 1877, S. 242). NALEPA (1885, S. 151) und MICHAEL (1901, S. 181) haben schon zur Genüge nachgewiesen, dass die Angaben CLAPARÈDE's von MÉGNIN durchaus missverstanden worden sind. Neuerdings hat auch BONNET (1907, S. 158) die Angaben CLAPARÈDE's ganz irrig wiedergegeben.

treffs der Häutung von *Syringophilus bipectinatus* (1882 a, S, 45): „Die Häutung ist nicht als ein einfacher Wechsel der Epidermis aufzufassen, sondern es findet eine völlige Neubildung des ganzen Thieres[1] statt, ein Vorgang, den schon CLAPARÈDE [vgl. die Fussnote, S. 204] bei *Atax*, MÉGNIN bei den Acariden nachgewiesen hat. Allerdings begegnen wir bei den Syringophilen keinem eiförmigen Zustande wie bei *Atax*, auch ist derselbe nicht unter der allgemeinen Körperdecke verborgen wie bei den Sarcoptiden und Gamasiden[2], sondern der alte Hautbalg umgibt das neuzubildende Thier wie ein Handschuh und bleiben die Füsse in den Handschufingern, wenn ich den Ausdruck gebrauchen darf, stecken“[1]. Wie wenig diese Tatsache mit der MÉGNIN'schen Auffassung sich vereinigen lässt, geht schon bei dem geringsten Nachdenken hervor.

Mit viel grösserer Vorsicht hatte sich schon lange vorher Eichstedt (1846, S. 108 f.) ausgesprochen, indem er sich gegen eine Ansicht wendet, die zu der (später) von KÜCHENMEISTER, GUDDEN und MÉGNIN vertretenen in fast diametralem Gegensatz steht. „Man ist der Meinung“, sagt er, „die Häutung sei ein blosses Abstreifen der alten Haut, unter welcher die neue Haut, fertig gebildet, die Stelle der verbrauchten vertrete und die Häutung habe nur die Bedeutung einer raschen Abschuppung. Diese Ansicht ist nicht richtig, denn die Beobachtung weiset nach, dass die Häutung ein viel tiefer greifender Process ist und demselben ein wahrer Larvenzustand vorausgeht“. Von GERLACH (1857, S. 38) wird bei den Krätz- und Räudemilben eine durchgreifende Häutung ganz in Abrede gestellt: „Eine Häutung, in welcher die Milben längere Zeit in einen passiven Zustand versetzt sind, eine Häutung mit auffälliger Veränderung des ganzen Körpers, mit Ausbildung oder Rückbildung einzelner Theile, eine Häutung als wirkliche Metamorphose existirt bei den Krätz- und Räudemilben nicht.“

Die Angaben KÜCHENMEISTER's betreffs der Häutung der Milben wird für die Krätzmilben der Vögel von EHLERS (1873, S. 247) angezweifelt[3]. Gegen die Auffassung MÉGNIN's wendet sich KRAMER, nachdem er die Verhältnisse bei *Cheletes eruditus* (SCHR.) beschrieben hat, durch den folgenden Ausspruch (1881 a, S. 428): „Es ist vermuthlich auch bei andern Milben die Häutung nicht ein Vorgang, bei welchem sich die ganze bisher gewonnene Organisation verliert und gewissermassen aus einem neuen eiähnlichen Zustand, den man in jenem in der alten Haut liegenden Substanz-Ballen gefunden zu haben glaubt, ein ganz neues Thier entsteht. So wie bei der Bildung der zweiten Eihaut von *Cheyletus* die Glieder nicht mit einander zusammenfliessen, sondern nur eng aneinander rücken, so doch, dass jedes für sich seine volle Beweglichkeit behält, die man auch leicht beobachten kann, so wird gewiss auch der eiähnliche Zustand in den eine die Häutung durchmachende Milbe aufgeht, nur ein scheinbarer sein, während in Wirklichkeit die Glieder und übrigen Organe wohl gesondert von einander bleiben, die neu hinzutretenden dagegen durch Sprossung sich entwickeln, wie man dergleichen an Insektenlarven unzählige Male beobachten kann. Es würde allerdings

[1] Von mir gesperrt.

[2] Dies ist für die Gamasiden nicht zutreffend; vgl. weiter unten (S. 208—209).

[3] MÉGNIN's oben zitierte Arbeiten waren zu dieser Zeit noch nicht veröffentlicht worden.

besonderer Beobachtungen bedürfen, um die hier vorgetragene Meinung noch zu bestätigen".

Schon vorher hatte CLAPARÈDE (1869, S. 460, 464) für *Atax bonzi* nachgewiesen, dass die „Leber" und das Exkretionsorgan während der Häutung stets deutlich gesondert bleiben und demnach von dem einen Entwicklungsstadium in das folgende hinübertreten. Er spricht zwar von einem „eigenthümlichen Erweichungszustand" der Gewebe, „indem sie nicht so scharf wie früher von einander gesondert erscheinen" (S. 459), und nimmt auch eine gewisse Auflösung der Gewebe der „weichen Fuss-, Taster- und Mundtheile" an (S. 464), macht aber in der Tat keine Angaben, welche jene Auffassung MÉGNIN's (vgl. oben, S. 204 Fussnote) stützen würden.

Nach HENKING (1882) soll bei *Trombidium fuliginosum* während der Häutung eine Histolyse mehrerer Gewebspartien und eine Regeneration verschiedener Organteile stattfinden. Die wichtigsten Organsysteme gehen aber von dem einen Stadium in das nächstfolgende über; einige von ihnen, wie das Nervenzentrum, die Geschlechtsorgane, gewisse Drüsen und Muskelpartien bleiben sogar ganz intakt. Das Tracheensystem der Nymphe geht jedoch nicht in das Prosopon über, sondern der Tracheenstamm wird zugleich mit der Nymphenhaut abgeworfen (l. c., p. 646—650).

Genaue Beobachtungen [1] sind ferner von NALEPA (1885) an *Carpoglyphus anonymus* HALL. (*Trichodactylus a.* BERL., NAL.) angestellt worden. Indem ich auf diese Arbeit selbst verweise, will ich hier nur die hauptsächlichsten Ergebnisse in aller Kürze anführen. Nach NALEPA wird bei dieser Art das Muskelgewebe keineswegs aufgelöst, sondern erfährt nur eine vorübergehende Erweichung, gewisse Muskelbündel bleiben sogar ganz intakt; andererseits dürfte aber doch eine teilweise Regeneration stattfinden. „Die übrigen Organe der Larve, das Verdauungssystem, das Nervencentrum und die Geschlechtsorgane weisen keine auf Histiolyse hindeutenden Erscheinungen auf" (l. c., p. 154). „Aus der gegebenen Darstellung der inneren Vorgänge während des Häutungsprozesses", setzt NALEPA fort, „geht sonach deutlich hervor, dass von einer Verflüssigung der Organe, von einer Umbildung derselben zu einer amorphen Sarcodemasse keine Rede sein kann. Jenes Häutungsstadium, wo die eingezogenen Weichtheile der Extremitäten und Mundwerkzeuge als klumpenförmige Auswüchse an der Oberfläche des eiförmigen Rumpfes erscheinen, hat unstreitig eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Embryonalstadium, wo die Gliedmassen aus dem Blastoderm hervorsprossen. GUDDEN und nach ihm MÉGNIN haben sich durch diese äussere Ähnlichkeit zur Behauptung verleiten lassen, dass die Milben vor jeder Häutung auf den Eizustand zurückkehren, dass also Nymphe und Geschlechtsthier, wie die sechsbeinige Larve, aus einem wahren Eie hervorgingen" (S. 155—156) [2]. Diese Behauptung, welche „schon von vorne herein höchst

[1] Während die früheren Autoren die Häutungsprozesse nur bei äusserlicher Betrachtung beobachtet haben, haben HENKING und NALEPA die betreffenden Erscheinungen an Schnittpräparaten studiert.

[2] Dass auch in anderen Unterfamilien der *Sarcoptidae* (wie z. B. *Sarcoptinae*, *Chirodiscinae*) die Häutung kein allzu durchgreifender Vorgang ist, geht schon daraus hervor, dass dieselbe im weiblichen Geschlecht während des Begattungsaktes sich vollziehen kann. Bei *Labidocarpus* und *Schizocarpus* finden während der Kopulation ja sogar zwei Häutungen statt (vgl. oben, S. 177 f.).

unwahrscheinlich" war, ist also entschieden unrichtig (vgl. auch Nalepa, l. c., p. 164)[1]. Später hat Nalepa (1887, S. 147) konstatiert, dass auch bei den Eriophyiden die inneren Vorgänge während der Häutung ganz auf dieselbe Weise wie bei den Tyroglyphinen verlaufen; auch hier bleiben das Verdauungssystem, das Nervenzentrum und die Geschlechtsorgane intakt.

Michael scheint hinsichtlich der Oribatiden zunächst (1884 a, S. 86) „chiefly on Mégnin's authority" der Ansicht dieses Autors zuzuneigen, „that there is an entire reorganisation, and that the different parts of the body of the adult are formed, not at the expense of the same parts of the nymph[2], but from the general body-substance". Später hat er einige Oribatiden speziell in dieser Hinsicht näher untersucht und wurde dadurch zu Schlüssen geführt, die im wesentlichen mit den Ergebnissen Nalepa's bei den Tyroglyphinen übereinstimmen. Auch Michael betont jetzt, dass „in some cases at all events, some of the internal organs of the nymph are transferred to the adult and are not dissolved but are identical in both stages" (1888 a, S. 605; vgl. auch 1888 b, S. 296). Michael's Beobachtungen an Tyroglyphinen (1901, S. 183) haben die Angaben Nalepa's bestätigt.

Nach Brucker (1900) bleiben bei *Pediculoides ventricosus* während der intrauterin stattfindenden Häutung das Exkretionsorgan, das Nervensystem und die Geschlechtsorgane intakt, während die Extremitäten histolysiert und rückgebildet werden sollen, wonach die Beine sich wieder aus den mit den Imaginalscheiben der Insekten vergleichbaren Gebilden hervorsprossen.

Nach Bonnet (1907) sind bei den Ixodiden die inneren Vorgänge während der Häutung wenig durchgreifend, da diese Milben „subissent simplement des mues successives, au cours desquelles le tube digestif seul se détruit partiellement, et se régénère à chaque stade, tandis que les autres organes se constituent graduellement" (op. cit., p. 159—160).

Auch meine Befunde an *Ped. graminum* zeigen, dass das Exkretionsorgan, das Nervenzentrum, die Geschlechtsorgane und zum Teil auch die Verdauungsorgane während der Häutung intakt bleiben; nur im Mitteldarm finden Degenerations- und Erneuerungsprozesse statt. Eine Erweichung der Muskelgewebe der Extremitäten und der Mundteile lässt sich, ganz wie dies Nalepa für die Tyroglyphinen beschrieben hat, bemerken. Die Konturen der aus den Chitinhüllen zurückgezogenen und gegen die Bauchfläche des Körpers fest angedrückten Beinstummel werden dadurch noch mehr verwischt, dass an ihnen eine beschränkte Histolyse stattfindet. Aus dem zurückgezogenen Zustande entwickeln sich dann die Extremitäten wieder zu voller

[1] Inwieweit bei den *Tyroglyphinae* die inneren Vorgänge während desjenigen Häutungsprozesses, welcher zu dem Hypopusstadium oder von diesem zu dem nächstfolgenden Nymphenstadium führt, von dem von Nalepa geschilderten Verlauf abweichen, ist noch nicht näher untersucht worden (bei der von Nalepa untersuchten Art fehlt das Hypopusstadium). Jedenfalls müssen wir den von einigen Autoren, wie Haller (1880 a), Berlese (1882 a) u. A. gemachten Vergleich des Hypopusstadiums mit einem sekundären Ei energisch zurückweisen.

[2] Er spricht hier von der letzten Häutung.

Ausbildung; von einer ganzen Neubildung derselben oder der übrigen Organe kann demnach keine Rede sein.

In diesem Zusammenhang mögen einige Beobachtungen von DUGÈS und LOHMANN besprochen werden. DUGÈS (1834 b, S. 171) hatte an einigen *Hydrachna*-Nymphen ein oder zwei Beine amputiert und konnte dann konstatieren, dass auch bei den geschlechtsreifen Tieren, die sich aus diesen Nymphen entwickelten, die betreffenden Beine ganz exakt entsprechende Verstümmelungen aufwiesen. Daraus folgerte er mit Recht, dass die prosopalen Extremitäten aus den entsprechenden nymphalen hervorgehen. LOHMANN bemerkt, dass eine von ihm beobachtete Halacariden-Nymphe, „der ein Bein fehlte, nach der Verpuppung und dem Ausschlüpfen wiederum mit nur 7 Beinen erschien. An derselben Stelle, wo vorher ein unförmlicher Stummel gesessen, fand sich auch jetzt ein solcher“ (1888, S. 122). Schon diese z. T. sehr alten Befunde beweisen die Unrichtigkeit der Angaben von MÉGNIN u. A., dass eine Wiederbildung der Organe aus der Gesammtmasse des Körpergewebes stattfände.

In den vorher erwähnten Fällen handelt es sich vorwiegend um Milben, welche während der Häutung einen mehr oder weniger ausgesprochenen Erstarrungszustand aufweisen und bei denen die Extremitäten aus den Chitinhüllen gänzlich zurückgezogen und gegen die Bauchfläche des Körpers angedrückt, bezw. z. T. in die erweichte Körperwand eingezogen werden. Es gibt aber auch andere Milben, deren Extremitäten in den alten Bälgen stecken bleiben oder sogar keine Ruheperiode haben.

So schreibt KRAMER (1881 a, S. 427 f.): „Wir haben in *Cheyletus eruditus* eine Milbe vor uns, welche bei der Häutung abweichend von der überwiegenden Mehrzahl der Milben ihre Körpersubstanz nicht aus den Gliedern und Kopffortsatz in einen einzigen formlosen Ballen zusammenzieht, sondern man bemerkt bei der dicht vor der Häutung stehenden Larve die neue Form in der alten liegen, grade wie es bei der gewöhnlichen bei Insekten und Krustern beobachteten Häutung stattfindet. Prof. MÉGNIN erwähnt ein Gleiches von *Pteroptus vespertilionis*; er führt hier als Grund, warum sich die Substanz der Füsse nicht aus den Gliedmassen herauszieht, an, dass diese im Vergleich zu der eigentlichen Rumpfmasse zu sehr überwiege und daher nothgedrungen in den Gliedmassen auch bei der Häutung bleiben müsse. Bei *Cheyletus* ist solcher Umstand nicht vorhanden. Trotzdem dass die zu den Füssen gehörige Körpersubstanz verschwindend klein ist gegen die den Rumpf bildende, bleibt sie doch während der Häutung an ihrer Stelle“. Einen ähnlichen Fall hat NÖRNER (1882 a, S. 45) für *Syringophilus bipectinatus* beschrieben (vgl. oben, S. 205). MICHAEL hebt ausdrücklich hervor, dass bei den *Gamasidae* die Häutung mit gar keiner Ruheperiode verbunden ist. Seine Befunde stehen somit in schroffem Widerspruch mit den oben (S. 204) zitierten Angaben MÉGNIN's, was auch von MICHAEL selbst betont wird: „I am not able to agree with him in this; for certainly in no specimen which I have bred have I been able to observe any inert period; the creature has only become rather less active for a few hours; and among the thousands of Gamasids which I have had from time to time I never noticed an inert specimen, although one is constantly finding inert *Oribatidae*“ (1881, S. 307; vgl. auch

1884 a, S. 86). Auch WINKLER sagt (1888, S. 350) von den Gamasiden: „selbst in der Häutung begriffene Larven bewegen sich ziemlich rasch", und bestätigt somit die Angaben MICHAEL's völlig. Auch bei *Holothyrus* vollzieht sich nach THON (1906, S. 710) die Häutung „in beweglichem Zustand".

Die MÉGNIN'schen Behauptungen betreffs der inneren Vorgänge während der Häutung der Acariden sind also durch die übereinstimmenden Ergebnisse mehrere anderer Autoren, deren Gewissenhaftigkeit allgemein anerkannt ist, in jeder Hinsicht zurückgewiesen worden. Es liegt somit hier ausser den schon vorher dargelegten (vgl. oben, S. 176—180) noch ein weiterer Beweis für die Unzuverlässigkeit vieler von den entwicklungsgeschichtlichen Daten MÉGNIN's vor.

Bei *Scirus capreolus* BERL. scheint die Häutung sehr einfach zu sein. „Der Übergang vom Nymphen- zum Prosoponstadium geht" nach TRÄGÅRDH (1904, S. 7 f.) „einfach durch Abwerfen der alten Nymphenhaut vor sich, nachdem sich eine neue Kutikula unter diesen gebildet hat. Während dieser Prozesse werden die Beine nicht eingezogen und resorbiert". Mutmasslich gilt dies auch für andere verwandte Arten. Aller Wahrscheinlichkeit nach geht auch bei *Ped. graminum* die ♀-Nymphe durch eine einfache Häutung in das Prosopon über.

In denjenigen Fällen, wo die Häutung mit einem Erstarrungszustand verbunden ist, sind öfters eigenartige, amöboid bewegliche Zellen beobachtet worden, die in einer den Milbenkörper umspülenden Flüssigkeit schweben und als „Hämamöben", „vacuolisierte Zellen", „cellules migratrices" etc. bezeichnet worden sind. Betreffs der Bedeutung dieser Zellen und ihrer Rolle während des Häutungsprozesses sind verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. Nach CLAPARÈDE (1869) stellen diese Zellen wahre Blutkörperchen dar. Dieselbe Auffassung wird auch von WAGNER (1894) vertreten [1], von KRAMER (1880) dagegen zurückgewiesen. HENKING (1882) ist der Meinung, dass sie das Apoderma absondern, eine Deutung, der ich keineswegs zustimmen kann (vgl. oben, S. 136 f.). Nach der Darstellung HENKING's (l. c., p. 646 ff.) zu schliessen, scheinen diese Zellen andererseits an der Histolyse beteiligt zu sein. Auch TRÄGÅRDH hat die Auffassung, dass bei *Pterygosoma inermis* diese Zellen „regelmässig bei der Histolyse tätig zu sein scheinen" (1904, S. 60). BRUCKER meint, dass diese Zellen keine besondere Rolle spielen: „On a fait sur leur rôle diverses hypothèses; il me paraît plus simple d'admettre qu'elles n'en ont pas de spécial; puisqu'il y a des cellules migratrices dans l'embryon, il est naturel que certaines traversent l'ectoderme quand il ne présente pas de cuticule chitineuse c'est-à-dire au moment des mues et, ne pouvant traverses l'enveloppe chitineuse externe, restent dans le liquide qui entoure l'embryon. En particulier quand les appendices régressent, les phagocytes qui ont contribué à cette régression peuvent rester à l'endroit où ils étaient sans rentrer dans le corps par leur base, et se trouver ainsi pris entre l'enveloppe de mue et la nouvelle cuticule. Ils y vivent, rampent dans le liquide qui entoure l'embryon, s'en nourissent; à l'éclosion quand l'enveloppe est déchirée

[1] In einer früheren Arbeit (1892 a) deutet WAGNER diese Zellen als Phagocyten besonderer Art.

et que le liquide s'écoule, ils sont entraînés avec lui et meurent" (1900, S. 411). Betreffs der Beurteilung der genannten Zellen habe ich mir vorläufig kein sicheres Urteil bilden können. Dass zwischen ihrem Auftreten und einem histolytischen Vorgang ein Zusammenhang existiert, scheint mir jedoch ausser jedem Zweifel zu stehen.

Obgleich unsere gegenwärtige Kenntnis der mit den Häutungen der Acariden verbundenen inneren Vorgänge noch sehr beschränkt sind — namentlich gilt dies für die histologischen Einzelheiten — so lassen sich dennoch schon einige Tatsachen feststellen. Die Häutung kann mit einem Erstarrungszustand, bezw. einer Ruheperiode verbunden sein, sie kann aber auch verlaufen, ohne dass die Milbe in höherem Masse ihre Beweglichkeit einbüsst. Die Häutung ohne Ruheperiode scheint öfters einem einfachen Hautwechsel zu entsprechen, während der Erstarrungszustand durch einen etwas komplizierteren inneren Vorgang bedingt sein dürfte. Die alte Auffassung, dass der Milbenkörper während der Häutung in eine amorphe Masse umgewandelt werde und zu einem mit dem Ei vergleichbaren Zustande zurückkehre, ist durchaus irrig. Auch in denjenigen Fällen, wo die Häutung mit einem ausgesprochenen Ruhezustand verbunden ist und der Verlauf der inneren Prozesse sich am meisten kompliziert gestaltet, sind diese Vorgänge, soweit bisher bekannt, nicht besonders durchgreifend, indem jedenfalls die wichtigsten Organsysteme entweder intakt bleiben, oder doch zumeist keine tiefer greifenden Regenerationserscheinungen erleiden; von einer eigentlichen Histolyse scheinen hauptsächlich nur die Muskulatur und auch diese nur partiell, sowie vielleicht gewisse Drüsen betroffen zu werden. In anderen Fällen können, obgleich ein Ruhezustand eintritt, die inneren und zwar namentlich die histolytischen Prozesse sehr geringfügig, ja kaum bemerkbar sein. Wo die Häutung ohne Ruheperiode verläuft, ist die innere Krisis eine minimale. Die mit einem Erstarrungszustand verbundenen Häutungen werden öfters, doch wie es scheint nicht immer, von dem Auftreten von Amöbocyten begleitet. Bei Häutungen ohne Ruheperiode dürften solche Zellen nicht beobachtet worden sein; vielleicht treten sie nur dann auf, wenn die inneren Vorgänge etwas komplizierter sind. Betreffs der Herkunft dieser Zellen lässt sich, obgleich Vermutungen hierüber ausgesprochen worden sind (vgl Wagner 1894, S. 223 ff.), zur Zeit nichts mit Bestimmtheit sagen.

In sehr verschiedenem Masse können die Extremitäten von dem während der Häutung sich abspielenden Vorgang getroffen werden. Im extremsten Falle werden sie (ihre Weichteile) unter partieller Histolysierung zu mehr oder weniger verkümmerten Gebilden rückgebildet. In anderen Fällen werden sie ebenfalls gänzlich aus den Chitinhüllen weggezogen, erweicht und als anscheinend ungegliederte Stummel gegen die Bauchfläche des Körpers mehr oder weniger fest angedrückt und abgeflacht, so dass sie äusserlich kaum sichtbar werden. In noch weiteren Fällen werden sie nur wenig ver-

ändert und bleiben in den alten Chitinhüllen stecken. Die beiden ersten Modi kommen bei Milben mit einem Erstarrungszustande vor, der letzte Modus wohl vorwiegend nur bei Arten ohne eigentliche Ruheperiode. Der Umstand, ob das Apoderma mit oder ohne Ausstülpungen für die Extremitäten versehen ist, steht zu dem verschiedenen Grade der Rückbildung der Beine, bezw. zu dem Zeitpunkt, wo die genannte Haut abgeschieden wird, in Beziehung.

Der verschiedene Häutungsmodus, ob mit oder ohne Ruheperiode, ist nicht immer streng auf bestimmte systematische Gruppen beschränkt; so kann der Ruhezustand in sämtlichen oben erwähnten Hauptstämmen der Acariden vorkommen. Unter den *Sarcoptiformes* dürfte in sämtlichen Familien während der Häutung ein mehr oder weniger ausgesprochener Ruhezustand vorkommen; diese Milben sind überhaupt, obwohl unter ihnen noch einige ursprüngliche Züge (wie das Auftreten dreier frei beweglicher Nymphenstadien, scheerenförmige Cheliceren) sich bewahrt haben, ziemlich abgeleitet. Bei den *Gamasiformes* und *Trombidiformes* kann die Häutung sowohl ohne, als auch mit einem Erstarrungszustand verlaufen. Unter den *Gamasiformes* kommt bei den unzweifelhaft ursprünglicheren *Gamasoidea* jener, bei den abgeleiteteren *Ixodoidea* dieser Modus vor. Unter den *Trombidoidea* scheinen einige Gruppen keinen eigentlichen Erstarrungszustand aufzuweisen, während in anderen ein solcher, sogar in ziemlich ausgesprochenem Masse, auftritt. Es hält schwierig, zu entscheiden, ob hier der genannte Unterschied in irgendwelcher bestimmten Beziehung zu dem ursprünglicheren oder abgeleiteteren Verhalten der betreffenden Gruppen steht; unsere Kenntnis der Häutungsprozesse ist gerade bei vielen dieser Gruppen noch überaus mangelhaft und zudem ist das relative phylogenetische Alter der verschiedenen Trombidoidengruppen bei weitem nicht definitiv festgestellt worden.

Ein ausgesprochener Erstarrungszustand kann ebensowohl bei denjenigen Milben vorkommen, deren Jugendstadien unter sich und dem Prosopon sehr ähnlich sind, als auch bei denen, welche in genannter Hinsicht mehr oder weniger bedeutende Unterschiede aufweisen. Ein derartiger Zustand kann ferner sowohl bei Milben mit drei als auch bei solchen mit zwei, mit einem oder mit gar keinem freilebenden Nymphenstadium auftreten. Das Vorhandensein eines Ruhezustandes wird demnach nicht an und für sich von einer morphologischen Diskrepanz der betreffenden Entwicklungsstadien oder von der Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung bedingt. Ebensowenig ist der Häutungsmodus von einer vegetarischen oder carnivoren Ernährungsart, von einer parasitischen oder nicht parasitischen Lebensweise abhängig. Kommt ein Erstarrungszustand vor, so tritt derselbe gewöhnlich, obgleich nicht immer (z. B. bei *Ped. graminum* ♀), bei allen Häutungen der Milbe ein; die Dauer der Ruheperiode kann jedoch, wie vorher bemerkt (S. 203), sogar bei einer und derselben Art, ja bei verschiedenen Häutungen desselben Individuums, in bedeutendem Grade wechseln.

Wie mir scheint, können wir gegenwärtig nicht mit Sicherheit den Grund angeben, weshalb die Häutung im einen Falle ohne, im anderen mit einem Ruhezustand verbunden ist, bezw. weshalb die inneren Vorgänge weniger oder mehr durchgreifend sind. Dass die Ruheperiode nicht etwa durch Umbildungen larvaler Organe, bezw. durch Ent-

faltung auf imaginalscheibenartigem Zustand retardierter prosopaler Organe oder durch Umformung verschiedener Proportionen des Körperstammes[1] bedingt wird, wie dies bei den holometabolen Insekten der Fall ist, geht schon daraus hervor, dass solche Bedingungen bei den Milben zumeist gar nicht vorhanden sind.

14. Das Wesen der postembryonalen Entwicklung der Acariden: Epimorphose, nicht Metamorphose.

Die postembryonale Entwicklung der Acariden wird gewöhnlich als Metamorphose bezeichnet. Inwiefern diese Erscheinung mit der Metamorphose der Insekten gleichzustellen sei oder nicht, darüber haben sich verschiedene Ansichten geltend gemacht. Während einige Autoren, wie PACKARD (1870, S. 641), EHLERS (1873), HALLER (1881 a), BERLESE (1882 a) und KRAMER (1891), mehr oder weniger entschieden der Auffassung zuzuneigen scheinen, dass die sogenannte „Metamorphose" der Acariden wenigstens zum Teil eine prinzipielle Übereinstimmung mit derjenigen der holometabolen Insekten aufweist, sehen andere in dem während der Häutung auftretenden Ruhezustand der Milben nur eine oberflächliche Ähnlichkeit mit der Puppenruhe der Insekten. So darf man nach OUDEMANS (1885, S. 40) hierin „nicht mehr als eine blosse Aehnlichkeit in physiologischen Prozessen finden" und WEISSENBORN (1887, S. 89) betrachtet diese Ähnlichkeit nur als eine zufällige. Inwieweit HENKING durch die von ihm in die Litteratur eingeführten Termini „Nymphochrysallis" und „Teleiochrysallis" etwa eine prinzipielle Übereinstimmung der nachembryonalen Entwicklung der Acariden mit der Metamorphose der holometabolen Insekten markieren will, geht nicht mit Sicherheit hervor. Ebenso erscheint es fraglich, ob KORSCHELT & HEIDER, wenn sie bei den Milben von einer ruhenden „Puppe", von einer „Puppenhaut", von „Puppenstadien" u. s. w. sprechen (1892, S. 630 ff.), damit etwa eine essentielle Übereinstimmung mit den betreffenden Erscheinungen der Insecta holometabola angeben wollen. In ihrer Darstellung findet sich indessen nichts, was auf eine Anwendung der genannten Bezeichnungen in diesem Sinne deuten würde. Nach NICOLET (1854, S. 390) ist die nachembryonale Entwicklung der Oribatiden, nach CURTICE (1892; vgl. auch SALMON & STILES 1901, S. 399) und BONNET (1907, S. 157)[2] diejenige der Ixodiden nicht mit einer wirklichen Metamorphose, wie sie die holometabolen Insekten aufweisen, gleichzusetzen Aus LOHMANN's Darstellung (1888) gewinnt man ebenfalls die Auffassung, dass er die postembryonale Entwicklung der Halacariden nicht als eine eigentliche Metamorphose betrachtet, obgleich auch er von „Puppenstadien" spricht. Nach ABENDROTH (1868, S. 49) stellt die Acaridenentwicklung überhaupt keine echte Metamorphose dar; wir werden auf die von ihm angeführten Gründe für diese Auffassung später zurückkommen.

---

[1] Vgl. DEEGENER (1909), dessen Arbeit erst während der Drucklegung des vorliegenden Werkes erschienen ist.

[2] Dagegen scheint BONNET für die übrigen Acariden eine Metamorphose anzunehmen.

Von denjenigen Autoren, welche die nachembryonale Entwicklung der Milben als eine mit der Metamorphose der Insekten vergleichbare Erscheinung betrachten, macht BERLESE (1882 a) auch bei den Acariden, ganz wie bei den Insekten, einen Unterschied zwischen einer unvollständigen (z. B. bei den *Gamasidae*) und einer vollständigen (z B. bei den *Sarcoptidae*) Metamorphose, und zwar soll bei den Milben der letztgenannte Modus „un carattere d'inferiorità" (l. c., p. 647) bedeuten. Im allgemeinen wird jedoch die angebliche Übereinstimmung der Acaridenentwicklung mit der Insektenmetamorphose gerade nur in dem unbeweglichen Ruhezustande der Milbe sowie in den dann etwas komplizierter verlaufenden inneren Vorgängen gesehen; namentlich werden in dieser Hinsicht die sogenannten Nymphochrysallis- und Teleiochrysallisstadien [1] mehrerer Trombidiiden und Hydrachniden als Belege angeführt. Es wird demnach eine Vergleichung vor allem mit den holometabolen Insekten gemacht [2].

Wir wollen jetzt untersuchen, inwieweit eine solche Vergleichung sich durchführen lässt. Gehen wir zunächst von den *Oribatidae* aus. Bei diesen Milben besteht die nachembryonale Entwicklungsreihe, wie schon vorher bemerkt, ausser aus dem geschlechtsreifen Tier oder Prosopon aus einer sechsfüssigen Larve und drei achtfüssigen frei beweglichen Nymphen. Abgesehen von dem Fehlen eines Beinpaares bei der Larve sind sämtliche Jugendstadien in der Regel einander sehr ähnlich. Bei mehreren Arten unterscheidet sich auch das Prosopon nur wenig von der letzten Nymphe; erst im Prosoponstadium werden bei den Oribatiden das Tracheensystem [3] und natürlich auch die äusseren Genitalien erworben. Es findet also hier eine ganz allmähliche, stufenweise Annäherung von dem ersten jugendlichen zu dem geschlechtsreifen Stadium statt. Bei anderen Arten lässt sich jedoch im äusseren Habitus ein bedeutsamer Unterschied zwischen dem Prosopon und der letzten Nymphe bemerken. Sämtliche Stadien ernähren sich in gleicher Art und führen auch sonst ganz dieselbe Lebensweise. Es kommt somit keine Anpassung der Jugendstadien an veränderte Existenzbedingungen vor, und demgemäss weisen auch die Jugendstadien gar keine provisorischen, larvalen Organe auf [4]. Der Mangel eines Organsystems (des Tracheensystems) in den Jugendstadien soll ja nicht mit dem Besitz provisorischer Organe verwechselt werden; die mutmassliche Ursache des späten ontogenetischen Auftretens der Tracheen ist schon vorher (S. 83) erörtert worden. Das Fehlen eines (des 4.) Beinpaares in dem ersten postembryonalen Stadium ist eine Eigenschaft, die nur diesem einzigen Stadium zukommt; dieser negative Charakter — auf den man vielfach so grosses Gewicht gelegt und infolge dessen man dieses Stadium eben als Larvenstadium bezeichnet hat — kann auch nicht mit der Ausbildung provisorischer, larvaler Organe verglichen werden. Dieses Fehlen ist übrigens, wie ich

---

[1] Von HALLER (1880 a; 1881 a; 1881 c) fälschlich als Deutovum- und Tritovumstadien bezeichnet.

[2] Vgl. ferner auch GIARD (1898).

[3] Einige Oribatiden entbehren auch als Prosopa des Tracheensystems.

[4] Bei einigen Oribatiden finden sich zwar im sechsfüssigen Jugendstadium, zwei mit den sog. „Bruststielen" der *Tyroglyphinae* homologe Gebilde (vgl. oben, S. 81, Fussnote 1), welche nur diesem Stadium zukommen; diese Gebilde können aber meines Erachtens nicht als wahre larvale Organe aufgefasst werden (vgl. weiter unten, S. 218).

dies vorher (S. 129 ff.) nachzuweisen versucht habe, aller Wahrscheinlichkeit nach die Folge eines embryonalen Vorganges und entschieden nicht durch eine etwaige ökologische Anpassungserscheinung der sogenannten Larve bedingt. Bei den Oribatiden geht jedes Jugendstadium vor der Häutung in einen Ruhezustand über, dessen Dauer auch bei einer und derselben Art beträchtlich wechseln kann (vgl. Michael 1884 a, S. 87) und während dessen die vorher erwähnten inneren Vorgänge sich abspielen.

Es fragt sich nun, ob dieser Entwicklungsmodus seinem Wesen nach etwa der Metamorphose der holometabolen Insekten entspricht. Diese Frage muss entschieden verneint werden. Es verdient Beachtung, dass schon Nicolet die nachembryonale Entwicklung der Oribatiden im wesentlichen richtig beurteilt hat, wie dies aus dem folgenden Zitat hervorgeht: „J'ai conservé le nom de métamorphoses aux différents états par lesquels passe une Oribatide avant d'atteindre l'époque où, devenue adulte, elle a acquis, par le perfectionnement de tous ses organes, la faculté de se reproduire; mais on se ferait une bien fausse idée des changements progressifs qu'elle éprouve, si on y cherchait la moindre analogie avec ces véritables métamorphoses que subissent les insectes proprement dits, et dont les Lépidoptères, en particulier, nous offrent de si merveilleux exemples. Ici, cet état de calme et de repos qui, sous le nom de nymphe, signale l'avant-dernière phase du développement de l'insecte, et dans lequel s'élabore lentement, comme dans un second oeuf [1], sa nouvelle organisation, n'existe pas; la larve elle-même, image plus ou moins parfaite de l'animal adulte, n'a de cet état que le nom et n'a rien qui l'assimile à la chenille d'un papillon ou à la larve vermiforme d'un Coléoptère lamellicorne. Ses conditions d'existence sont les mêmes que celles de l'animal adulte, ses facultés nutritives, son organisation buccale, son système respiratoire [2], ne présentent aucune différence; une seule faculté lui manque, c'est la reproduction.

Il est cependant un point par lequel la larve de l'Oribatide semble s'assimiler à celle de l'insecte, c'est le mode d'accroissement; c'est par des mues successives qu'elle acquiert ainsi que la chenille, des proportions de plus en plus développées, mais tandis que dans la larve proprement dite, les mues n'ôtent rien ou presque rien à la forme générale, dans celle de l'Oribatide chaque mue découvre un aspect plus parfait, et quand la pénultième arrive, les différences qui existaient entre la larve et l'animal adulte sont devenues à peine appréciables.

Je dois cependant prévenir que cette dernière considération n'a d'application réelle que dans un certain nombre d'espèces; les Acariens de cette famille forment deux grandes divisions caractérisées, comme nous le verrons plus tard, par une différence notable dans la conformation du céphalothorax, et qui correspondent à peu près aux deux divisions du genre Oribate déjà établies par Latreille. Les larves connues de tous les Acariens de la première de ces divisions présentent des formes extérieures complétement

[1] Dieser Ausdruck ist auf die damalige Auffassung der inneren Vorgänge während der kompleten Metamorphose zurückzuführen.

[2] Nicolet betrachtete irrtümlich die sog. Pseudostigmata als wahre Stigmata; sie haben indessen, wie schon vorher bemerkt (S. 109 f.) mit dem Tracheensystem nichts zu tun. Ein Tracheensystem kommt bei den Oribatiden nur im Prosoponstadium vor.

différentes de celles de l'animal adulte et les conservent jusq'à la dernière mue [1]; celles de la seconde, au contraire, sont dès leur naissance une image plus ou moins parfaite de l'état adulte, et s'en approchent de plus en plus à mesure qu'elles se développent" (Nicolet 1854, S. 389—390).

Gegen einen Vergleich der nachembryonalen Entwicklung der Oribatiden mit der Metamorphose der holometabolen Insekten ist — ganz abgesehen von dem wohl wesentlich verschiedenen Verlauf der inneren Vorgänge — noch Folgendes speziell zu bemerken. Eine ausgesprochene Ruheperiode tritt bei diesen in der Regel nur einmal [2] (im Puppenstadium), bei jenen dagegen zu jeder Häutung, also viermal, auf. Bei den hier in Frage kommenden Insekten füllt die Ruheperiode zumeist die ganze Dauer zwischen zwei Häutungen aus. In denjenigen Fällen, wo dies nicht zutrifft (*Mantispa*, *Rhàphidia*, *Hemerobius*; vgl. Heymons 1907, S. 164 f.), ist die Puppe anfangs unbeweglich und wird erst später beweglich. Bei den Milben sind gerade umgekehrt die jugendlichen Stadien anfangs (d. h. nach einer Häutung) beweglich und gehen erst kurz vor dem Eintritt der Häutung, welche zu dem nächsten Stadium führt, in den Ruhezustand über.

Abendroth hebt die Wichtigkeit des Umstandes hervor, „ob bei der Geburt das junge Thier schon die Organe besitzt, welche ihm im erwachsenen Zustande zukommen, oder ob ein nachembryonales Erscheinen einzelner Organe im Verlaufe der Häutungen stattfindet" (1868, S. 49). Er macht ferner die Bemerkung, dass die jungen Acariden „von der ausgebildeten Form durch den Mangel der Tracheen mit den Stigmen und eines Fusspaars" wesentlich abweichen. „Ist hierdurch", setzt er fort, „eine Metamorphose im Sinne von Carus, der darunter das Auftreten provisorischer Organe innerhalb der nachembryonalen Entwicklung versteht, zwar noch nicht gegeben, so muss dem angegebnen Verhalten der Acarinen — — doch mindestens ein ebenso hoher Werth, als den Metamorphosen zuerkannt werden" (l. c, p. 49—50). Aus den oben (S. 213—214) angeführten Gründen kann ich dem Fehlen der genannten Organe keineswegs eine solche Bedeutung zuerkennen.

Von Carus (1853, S. 266) wird die Metamorphose folgendermassen charakterisiert: „diejenige Form der einfach kontinuirlichen Differenzierung thierischer Körper, bei welcher während der freien Entwicklungszeit Organe oder Theile an demselben vorhanden sind, welche sich am entwickelten Thierkörper nicht finden, daher provisorisch zu nennen sind und nach deren Verschwinden das Thier die völlig entwickelte Form annimmt". „Als Larve wird ferner derjenige Zustand der Entwicklung eines Thieres zu bezeichnen sein, welcher durch die Gegenwart derartiger provisorischer Organe oder Einrichtungen charakterisiert ist und von welchem dasselbe durch Verschwinden der letzteren (Metamorphose) unmittelbar in den nächstfolgenden Entwicklungszustand über-

[1] Bei diesen Oribatiden haben die Jugendstadien den ursprünglicheren Charakter bewahrt und das geschlechtsreife Tier weist ein abgeleitetes Verhalten auf.

[2] Eine Ausnahme machen jedoch z. B. die Meloiden, bei denen zwei Ruheperioden vorkommen. Mehrere Ruhestadien können auch bei anderen, nicht holometabolen Insekten, wie bei gewissen Cocciden und Termiten vorkommen (vgl. unten, S. 216).

geht.“ Mit HEYMONS (1907) bin ich der Ansicht, dass man an dieser ursprünglichen Definition der Metamorphose festhalten muss Weil nun die Jugendformen der Oribatiden keine provisorischen Organe besitzen, so stellen diese Formen auch keine wahren Larvenformen dar. Mit dem Fehlen eigentlicher Larvenformen ist aber jeder Vergleich der Entwicklungsweise der Oribatiden mit derjenigen der holometabolen Insekten von vorn herein ausgeschlossen, ja noch mehr, die nachembryonale Entwicklung dieser Milben kann überhaupt garnicht als Metamorphose bezeichnet werden.

HEYMONS hat neuerdings (op. cit.) die verschiedenen Typen der nachembryonalen Entwicklung bei den Insekten einer erneuten kritischen Prüfung unterzogen. Er vertritt wie erwähnt, ganz entschieden die Meinung, dass der ursprüngliche Begriff der Larve aufrecht gehalten werden soll. Beachtung verdient ferner seine Beurteilung der Ruhezustände der Insekten. „Sobald man ruhende Stadien bei einem Insect fand, glaubte man“, sagt er, „sich meistens berechtigt, eine Übereinstimmung mit dem Puppenstadium anzunehmen, und basierte darauf dann in der Regel die Beurteilung des ganzen Entwicklungverlaufes. Hierin liegt aber zweifellos eine einseitige Überschätzung eines einzelnen Merkmals“ (S. 151). Dieser Ausspruch hat nicht nur auf die Entomologen, sondern vielfach auch auf die Acarologen Bezug. Nachdem HEYMONS ferner hervorgehoben hat, dass jedes Insekt bei jeder Häutung eine Art innerer Krisis durchzumachen hat, wo nicht nur die oberflächliche Hypodermisschicht durch Absonderung einer neuen Kutikula beteiligt ist, sondern auch in einigen inneren Organen gewisse Degenerations- und Erneuerungsprozesse vor sich gehen, setzt er fort: „Das Insect wird daher in dieser Periode meist träge und fressunlustig, es kann sogar bei grösserer Intensität der inneren Umwandlungssprozesse in einen apathischen Zustand verfallen, der im Extrem in der bekannten Puppenruhe höherer Insecten zum Ausdruck kommt. Ein derartiger Zustand pflegt sich mehr oder minder deutlich bei jeder Häutung einzustellen. Um die Periodizität dieser Erscheinungen zu veranschaulichen, mache ich aufmerksam auf die Entwicklungsgeschichte der Termiten. Wie schon von BATES beobachtet wurde und wie dies namentlich neuerdings durch HOLMGREN (1906) genauer beschrieben wurde, werden die jungen Termiten (die sog. Larven) kurz vor jeder Häutung starr und regungslos. Nach HOLMGREN dauert diese unbewegliche Periode auch noch einige Zeit nach Entfernung der alten Cuticula an, und die eingekrümmten ruhenden Termiten sollen eine geradezu frappante Ähnlichkeit mit den Puppen höherer Insecten haben. In beiden Fällen, sowohl bei Holometabolen wie bei Termiten, wird der Ruhezustand auch durch die gleichen physiologischen Ursachen, durch Umbildung innerer Körpergewebe bedingt. Ich bin überzeugt, dass es jeder für widersinnig halten würde, die Termiten nunmehr etwa zu den höheren Insecten mit vollkommener Verwandlung zu stellen, indem bei ihnen statt einer einmaligen sogar eine mehrmalige „Puppenruhe“ vorkommt, aber ebensowenig ist est natürlich auch zu billigen, wenn andere niedere Insecten, wie es gegenwärtig vielfach geschieht, nur wegen des Vorhandenseins eines oder mehrerer Ruhestadien zu den Holometabolen gerechnet oder ihnen direkt angeschlossen werden. Wir werden vielmehr sehen, dass das Kriterium für die Holometabolenpuppe in bestimmten morphologischen Merkmalen beruht, während die damit verknüpfte Puppenruhe von ne-

bensächlicher Bedeutung ist" (S. 151—152).[1] Wie ich dies schon oben hervorgehoben habe, soll man auch bei der Beurteilung der nachembryonalen Entwicklung der Acariden, auf den Ruhezustand allein kein entscheidendes Wert legen.

Die von HEYMONS vertretenen Gesichtspunkte führen nun zu einer Umwertung des Entwicklungsmodus mehrerer Insektenordnungen. Bei allen denjenigen Insekten, deren Jugendformen keine provisorischen Organe aufweisen und demnach im zoologischen Sinne keine Larvenformen darstellen, ist nach HEYMONS die Entwicklungsweise keine Metamorphose, da „eine Metamorphose schlechterdings undenkbar ist, ohne dass auch Larvenformen vorhanden sind, die eben die Verwandlung oder Metamorphose durchmachen müssen" (1907, S. 148). Diese Insekten (hierher gehören die Ametabola und Paurometabola der Autoren), welche noch unvollkommen organisierte Jugendformen haben, die unter den gleichen Bedingungen leben wie die Eltern und morphologisch bereits den Erwachsenen gleichen, weisen einen Entwicklungsgang auf, der prinzipiell mit demjenigen gewisser Chilopoden (Scolopendriden und Geophiliden) übereinstimmt und nach dem Vorgange HAASE's (1880) als E p i m o r p h o s e bezeichnet wird. HEYMONS hatte schon früher (1906) den Vorschlag gemacht, diese Benennung auch bei den im Prinzip gleichartigen Entwicklungserscheinungen vieler Insekten anzuwenden und führt in dem oben zitierten Werke (1907) die neue Einteilung durch. Er unterscheidet demnach zwischen Insekten mit Umwandlung *(Epimorpha)* und Insekten mit Verwandlung *(Metamorpha)* — beide Kategorien mit Unterabteilungen, welche hier nicht besprochen werden sollen — eine „Einteilung, die selbstverständlich nur eine Gruppierung nach entwicklungsgeschichtlich-biologischen Gesichtspunkten ist, nicht aber ein auf morphologischer Grundlage aufgebautes System sein soll" (1907, S. 149).

Diese Einteilung HEYMONS' ist meines Erachtens als ein sehr wesentlicher und verdienstvoller Fortschritt in der Beurteilung der nachembryonalen Entwicklungsweise der Insekten zu begrüssen. Es wird hier der ursprüngliche Begriff der Larve von abermaligen unrichtigen Vorstellungen in klarer Weise frei gehalten und die Überschätzung der Ruhezustände auf die richtigen Dimensionen herabgesetzt. Infolge dessen und vor allem dadurch, dass das Fehlen oder das Vorhandensein einer wahren Larvenform als primäres, entscheidendes Einteilungsprinzip eingeführt wird, gewinnt auch die Beurteilung der postembryonalen Entwicklungsweisen der Insekten eine einheitliche, feste Grundlage, und die schon so bedrohliche Verwirrung wird beseitigt. Hierzu kommt noch, dass die HEYMONS'sche Beurteilung einen ungezwungenen Anschluss an die Entwicklungsmodi der übrigen Arthropoden ermöglicht, was ja ihren wissenschaftlichen Wert noch mehr erhöht.

Wenden wir uns nach diesem Exkurs wieder den Oribatiden zu. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass die Entwicklungsweise dieser Milben keineswegs als Metamorphose aufgefasst werden kann. Von dem von HEYMONS vertretenen Standpunkte aus betrachtet, dokumentiert sich dagegen dieser Entwicklungsmodus unzweifelhaft als eine

[1] Im Gegensatz hierzu sieht DEEGENER (1909, S. 54) in der „Ruhe" ein ebenso wichtiges Kriterium für die Holometabolenpuppe, wie in den betreffenden morphologischen Merkmalen.

typische Epimorphose, als eine „Entwicklung mit Umwandlung ohne Segmentzuwachs und ohne Larven in nachembryonaler Zeit“ (HEYMONS 1907, S. 180). Der postembryonale Entwicklungsmodus der Oribatiden lässt sich somit tatsächlich mit demjenigen gewisser Insekten, nicht jedoch mit dem der holometabolen oder überhaupt der metamorphen, sondern nur mit dem der epimorphen Insekten vergleichen. Von keinem geringen Interesse ist der Umstand, dass auch bei einigen typisch epimorphen Insekten (Termiten, vgl. oben, S. 216), ganz wie bei den Oribatiden und vielen anderen Milben, ein exquisiter Ruhezustand bei jeder Häutung eintritt.

Gehen wir jetzt zu den *Sarcoptidae* und zwar zunächst zu den *Tyroglyphinae* über. Hier treten bei gewissen Jugendformen Organe, bezw. Einrichtungen auf, die dem geschlechtsreifen Tier nicht zukommen. Solche Organe besitzt die sechsfüssige Jugendform (Larve) einiger Tyroglyphinen-Gattungen in den ventral vor den Coxae („Epimeren“) des 2. Beinpaares sitzenden sogenannten „Bruststielen.“ Diese Organe dürften wahrscheinlich mit den bei *Trombidium fuliginosum* und einigen anderen Trombidiiden in der Embryonalperiode (Schadonophanstadium) an derselben Stelle auftretenden zapfenförmigen, sogenannten Urtracheengebilden [1] zu identifizieren sein. Wenn diese Auffassung richtig ist, so würden die genannten „Bruststiele“ der Tyroglyphinen als noch im ersten nachembryonalen Stadium erhaltene Reste ursprünglich embryonaler Vorrichtungen zu betrachten sein. Auch bei *Trombidium* bleibt noch ein Teil des betreffenden Organes als „Urstigma“ in dem sechsfüssigen Jugendstadium erhalten und bei den Halacariden erhält sich dieses stigmenartige Organ nach LOHMANN (1888, S. 126) „mit grosser Consequenz in allen Entwicklungsstadien.“ Mit Rücksicht hierauf dürften wir die genannten Gebilde eigentlich nicht als wahre larvale Organe aufzufassen haben, zumal selbst die Bedingungen für die Entstehung larvaler Organe, veränderte Existenzverhältnisse der betreffenden Jugendform, durchaus nicht vorhanden sind.

Ganz anders verhält es sich mit den bei dem (freilebenden) Hypopus vorkommenden Einrichtungen (Saugscheibe, Klammerfurche, mächtig entwickelte Klauen; vgl. oben S. 157 Fussnote 2, S. 162) zum Anklammern an das Tier, dessen sich der Hypopus als eines Trägers bedient. Diese Gebilde, welche vom Hypopus durch Anpassung an eine von derjenigen der übrigen Stadien durchaus abweichende Lebensweise erworben sind, stellen tatsächlich provisorische, larvale Organe dar, und der heteromorphe Hypopus ist demnach auch als eine wahre Larve im zoologischen Sinne zu betrachten. Mit Rücksicht hierauf könnte es auch berechtigt erscheinen, die Entwicklungsweise derjenigen Tyroglyphinen, welche einen Hypopus besitzen, als Metamorphose aufzufassen. Es fragt sich indessen, ob der ganze Entwicklungsgang dieser Milben sich dem Begriff einer typischen Metamorphose unterordnen lässt, bezw. ob die Entwicklung ihrem Grundcharakter nach eben eine Metamorphose ist.

Wir müssen uns dessen erinnern, dass bei den Tyroglyphinen die sechsfüssige wie auch die 1. und 3. achtfüssige Jugendform sowohl einander als auch dem geschlechts-

[1] Diese Urtracheen gehen jedoch, wie vorher (S. 84) bemerkt, in das definitive Tracheensystem nicht über.

reifen Tier (Prosopon) sehr ähnlich sind, — der Unterschied zwischen ihnen ist in der Tat nur ein ganz gradueller —, und sämtliche diese Stadien leben in der Regel unter ganz gleichen Verhältnissen. Die sechsfüssige Form (Larve)[1] geht durch Epimorphose in die 1. achtfüssige, und die 3. achtfüssige Jugendform ebenfalls durch typische Epimorphose in das Prosopon über. Nur die heteromorphe (mittlere) achtfüssige Jugendform (der Hypopus) allein verwandelt sich durch Metamorphose in die 3. Nymphe und unterbricht so die epimorphe Reihe. Die Entwicklung ist mithin sowohl im Anfang als auch am Ende epimorph, sie ist meines Erachtens ihrem Grundcharakter nach unzweifelhaft eine Epimorphose,[2] aber eine Epimorphose, die durch Metamorphose sozusagen inmitten gespalten worden ist. Man könnte diese Entwicklungsweise, im Gegensatz zu der regelmässigen Homoepimorphose der Oribatiden, eine Heteroepimorphose oder, mit Rücksicht auf die Unterbrechung, bezw. die Abweichung von der normal epimorphen Entwicklung, eine Parekepimorphose[3] nennen.

Nicht immer ist doch der Hypopus freibeweglich. Bei einigen Arten (*Glycyphagus spinipes*, *Gl. domesticus*, z. T. auch *Trichotarsus ludwigi* und *T. osmiae*) verbleibt ja derselbe in mehr oder weniger rückgebildetem Zustand „encystiert" in der starren Haut des nächst vorhergehenden Stadiums. Es ergibt sich hierin eine gewisse Ähnlichkeit mit der Hypermetamorphose der Meloiden, deren wichtigste Eigentümlichkeit nach Heymons eben darin besteht, dass „ein ganzes Larvenstadium, d. h. die Periode von einer larvalen Häutung bis zur nächsten Häutung, zur puppenähnlichen Ruheform, zur Scheinpuppe oder Pseudochrysalis, geworden ist" (1907, S. 168), während weder der „Encystierungsprozess" noch „der Polymorphismus der Larven als Kriterium der Hypermetamorphose gelten kann". Die Ähnlichkeit wird noch mehr dadurch erhöht, dass der „encystierte" Hypopus mitunter angeblich als Überwinterungsform auftreten soll (*Trichotarsus*) und die Ruheperiode ebenfalls eine lange Zeit, öfters mehrere Monate oder sogar noch länger dauern kann. Heymons vergleicht die ähnliche Erscheinung bei den Meloiden mit dem bekannten sogenannten Überliegen gewisser Insekten (*Lyda*, *Eriogaster lanestris*). Die Ähnlichkeit mit der Hypermetamorphose der Meloiden ist aber sonst eine ganz zufällige, und die Entwicklungsweise der betreffenden Tyroglyphinen kann jedenfalls keineswegs als Hypermetamorphose bezeichnet werden, schon aus dem Grunde, weil die Entwicklung der Tyroglyphinen überhaupt nicht zu dem metamorphen, sondern — wie soeben bemerkt — zu dem epimorphen Typus gehört. Man könnte nun aber vielleicht der Ansicht zuneigen, dass die Entwicklungsweise der oben erwähnten Tyroglyphinen-Arten sich zur Epimorphose etwa ähnlich verhielte, wie die Hypermetamorphose der Meloiden zu der typischen Holometabolie, und sie demgemäss eine Hyperepimorphose nennen. So verleitend es auch auf den ersten Blick sein mag, diese Paral-

[1] Auch bei denjenigen Arten, die im sechsfüssigen Stadium jene „Bruststiele" besitzen, weil wir diese Gebilde nicht als wahre larvale Organe betrachten konnten.

[2] Wie auch der Entwicklungsmodus derjenigen Chilopoden, „bei denen nur noch im Anfange die Entwicklung eine anamorphe ist, während später mehrere epimorphe Jugendstadien hinzutreten" nach Heymons dem Grundcharakter nach eine Anamorphose ist (1907, S. 179, 180). — Diese Anamorphose ist begrifflich von der Anamorphose im Sinne Lameere's (1899) verschieden.

[3] παρ-έκ = vom Wege ab, daneben weg, darüber hinaus.

lele zu ziehen, so muss dieselbe dennoch sofort zurückgewiesen werden. Die Hypermetamorphose (Hypermetabolie) ist bekanntlich eine kompliziertere Form der Holometabolie. Die Entwicklungsweise der *Glycyphagus*- und *Trichotarsus*-Arten kann aber meines Erachtens nicht eigentlich mit Recht als eine kompliziertere Modifikation der Epimorphose aufgefasst werden. Übrigens hat Heymons den Entwicklungsmodus gewisser Cocciden (Porphyrophorinen und Margarodinen, wie auch denjenigen der Cocciden-Männchen) eben mit dem Terminus Hyperepimorphose bezeichnet, ohne indessen damit eine Analogie mit der Hypermetamorphose angeben zu wollen. Die Entwicklung der genannten Cocciden — betreffs welcher auf die Arbeiten von Mayet (1897), Reh (1901), Heymons (1907) u. A. verwiesen wird — ist auch entschieden nicht mit der Entwicklung unserer Tyroglyphinen zu vergleichen; es handelt sich nämlich bei jenen eben um einen komplizierteren Fall von Epimorphose.

Bei der Beurteilung der Entwicklungsweise der oben angeführten Tyroglyphinen müssen wir vor allem die Tatsache im Auge behalten, dass das sogenannte „encystierte" Stadium mit dem frei beweglichen Hypopusstadium identisch ist. Der Umstand, dass dieses Stadium bei einigen Milben in der alten Nymphenhaut eingeschlossen verbleibt, kann als Ausdruck einer Neigung zur Rückbildung des Hypopusstadiums aufgefasst werden. Es mag ferner in dieser Hinsicht daran erinnert werden, dass einige dieser Milben *(Trichotarsus ludwigi, Tr. osmiae)* teils einen frei beweglichen, teils einen eingeschlossenen Hypopus haben können; bei *Glycyphagus spinipes* und *Gl. domesticus* kommt in der Regel kein freibeweglicher Hypopus mehr vor, diese Arten können aber entweder einen eingeschlossenen Hypopus besitzen, oder auch fehlt dieses Stadium bei ihnen durchaus. Bei vielen anderen Tyroglyphinen ist ja der Hypopus teils fakultativ, teils schon definitiv weggefallen. Dass ferner die Ruheperiode die ganze Dauer des betreffenden Entwicklungsstadiums ausfüllt, ist eben durch die oben bemerkte Rückbildung bedingt. Übrigens kann bei *Gl. spinipes* der Hypopus gelegentlich aus der Nymphenhaut auschlüpfen oder, wenn eingeschlossen, mitunter ihre Extremitäten noch schwach bewegen, und der Hypopus von *Trichotarsus ludwigi* dreht sich innerhalb der Nymphenhaut halb um (vgl. oben, S. 159, Fussnote). Die völlige Unbeweglichkeit der eingeschlossenen Hypopi von *Tr. osmiae* und *Gl. domesticus* ist eine natürliche Folge der starken Rückbildung der Extremitäten, welche bei dieser Art sogar gänzlich verschwunden sind.

Es würde nun meiner Ansicht nach durchaus verfehlt sein, in diesem Verhalten etwa einen komplizierteren Fall von Epimorphose erblicken zu wollen. Von einer Komplikation kann hier ebensowenig die Rede sein, wie wenn bei der intrauterinen Entwicklung von *Ped. graminum* das sechsfüssige Stadium im eingeschlossenen und regungslosen, anstatt im frei beweglichen Zustande durchgemacht wird. Die mitunter auffallend lange Dauer des eingeschlossenen Hypopusstadiums kann auch nicht als Kriterium eines komplizierteren Verlaufes gelten; hat man ja das verhältnismässig noch viel längere Überliegen z. B. gewisser Puppen von *Eriogaster lanestris* nie als einen komplizierteren Entwicklungsverlauf der betreffenden Individuen beurteilt. Ob in dem eingeschlossenen Hypopusstadium tiefer greifende histolytische Prozesse als in dem freilebenden stattfinden, ist noch nicht sicher ermittelt worden, wenn auch einige Aussprüche vielleicht auf eine

solche Eventualität hinzudeuten scheinen. Die Intensität der inneren Krisis ist aber auch sonst unter den Acariden eine so wechselnde, dass einer eventuellen Verschiedengradigkeit in dem hier besprochenen Falle gar keine entscheidende Bedeutung zuzumessen ist. [1]

Es erscheint mir daher weder nötig, noch richtig, für die Entwicklungsweise der betreffenden Tyroglyphinenarten einen besonderen Begriff einzuführen. Sie ist in der Tat eine Parekepimorphose, obwohl allerdings eine modifizierte Form derselben. Wenn man überhaupt diese Form von der typischen Parekepimorphose (mit frei beweglichem Hypopus) unterscheiden wollte, so könnte jene als Endoparekepimorphose, diese als Ectoparekepimorphose bezeichnet werden.

Es ist schon wiederholentlich bemerkt worden, dass bei mehreren Tyroglyphinenarten einige Individuen ein Hyposstadium durchmachen, während andere dieses Stadium überspringen, sowie dass bei vielen Arten der Hypopus sogar aus dem ontogenetischen Entwicklungsverlauf schon gänzlich ausgemerzt worden ist. Wenn aber gerade die heteromorphe Jugendform, welche die sonst regelmässige Epimorphose unterbricht und sie in eine Parekepimorphose überführt, vollständig weggefallen ist, so gestaltet sich diese verkürzte Entwicklung wiederum als eine regelmässige Epimorphose. Durch diesen Umstand scheint mir die obige Beurteilung der Entwicklungsweise der Tyroglyphinen als einer dem Grundcharakter nach epimorphen Entwicklung noch mehr gerechtfertigt zu sein. Es handelt sich aber hier, im Gegensatz zu der primären Homoepimorphose der Oribatiden, um eine sekundäre Homoepimorphose.

Wir kommen jetzt zu den *Analginae.* Hier tritt noch bei einzelnen Arten (wie *Falculifer rostratus)* mitunter zwischen dem 1. und 3. achtfüssigen Jugendstadium ein heteromorphes, sogenanntes hypopiales Stadium auf. Diese Jugendform besitzt gewisse provisorische Einrichtungen, wie die verhältnismässig stark ausgebildeten Klauen an den drei ersten Beinpaaren und weist auch ein abweichendes „epimerales" Chitingerüst auf. Diese Jugendform, welche ebenfalls eine verschiedene Lebensweise führt von den übrigen, unterbricht in ähnlicher Weise, wie der Hypopus der *Tyroglyphinae,* die sonst regelmässig epimorphe Entwicklung. Es kommt also auch hier eine Parekepimorphose vor. Bei den bei weitem meisten *Analginae* fehlt aber dieses Stadium nunmehr durchaus, und dasselbe kann auch bei *Falculifer* und Verwandten übersprungen werden. Hierdurch entsteht ganz wie bei vielen Tyroglyphinen eine sekundäre Homoepimorphose.

Auch für die übrigen in der oben (S. 193) mitgeteilten Tabelle angeführten Sarcoptidenunterfamilien dürfte die Entwicklungsweise als eine sekundäre Homoepimorphose zu beurteilen sein. Diese Entwicklung kann nun mehr oder weniger stark abgekürzt werden, indem entweder das 1. oder das 3. oder auch diese beiden Nymphenstadien wegfallen. In dem extremsten Falle, wo das Prosopon direkt aus der sechsfüssigen Jugendform hervorgeht *(Otodectes furonis* ♀), ist die Entwicklung daher als eine auf dem Wege der Parekepimorphose entstandene, stark verkürzte sekundäre Homoepimorphose aufzufassen. Wir wollen diesen stark abgekürzten Entwicklungsgang, um anzu-

[1] Auch Heymons legt auf die Intensität der inneren Krisis keinen entscheidenden Wert.

deuten, dass derselbe ein hypopiales Stadium passiert hat, als den H—Typus bezeichnen.

Bei den *Demodicidae* und *Eriophyidae* ist der Entwicklungsverlauf ebenfalls eine ausgesprochene Epimorphose. Mit Rücksicht darauf, dass die *Demodicidae* mutmasslich von säugetierbewohnenden Sarcoptiden abzuleiten sind, ist ihre Entwicklung vielleicht einst durch eine Parekepimorphose gegangen, demnach als eine verkürzte sekundäre Homoepimorphose aufzufassen. Dagegen haben wir keinen Grund anzunehmen, dass bei irgendwelchen Vorfahren der Eriophyiden ein hypopusartiges oder sonst heteromorphes Stadium aufgetreten ist, wonach ihr Entwicklungsmodus wohl am ehesten eine verkürzte primäre Homoepimorphose darstellt.

Wenden wir uns jetzt den *Trombidiformes* zu. Die von HENKING geschilderte Entwicklungsweise von *Trombidium fuliginosum* wird gewöhnlich als Beispiel einer recht komplizierten Acaridenmetamorphose angeführt. Wir wollen diesen Fall einer kritischen Betrachtung unterziehen. Wie schon vorher erwähnt, versinkt bei dieser Milbe die sechsfüssige Jugendform vor der Häutung in einen Erstarrungszustand, während dessen gewisse histolytische Prozesse, bezw. Regenerationsvorgänge auftreten. Nach einiger Zeit wird ein Apoderma gebildet, das mit Ausstülpungen für die Extremitäten und Mundteile versehen ist, wonach die umgebende Chitinhaut der genannten Jugendform (Larve) abbröckeln kann; dieses Apodermalstadium, in dem das Tier regungslos verbleibt, repräsentiert das Nymphophanstadium HENKING's. Aus dem Apoderma schlüpft dann nach einiger Zeit die frei bewegliche und eine selbständige Lebensweise führende Nymphe. Vor der nächsten Häutung versinkt dieselbe wiederum in einen ähnlichen Erstarrungszustand und nun wiederholen sich dieselben inneren und äusseren Vorgänge; auch jetzt kommt es zur Bildung eines Apoderma. Die Chitinhaut der Nymphe kann ebenfalls abbröckeln. Dieses Apodermalstadium ist das Teleiophanstadium HENKING's. Aus demselben schlüpft das geschlechtsreife Tier oder Prosopon aus. In der nachembryonalen Entwicklung treten hier also drei frei bewegliche Stadien — die sechsfüssige und eine achtfüssige Jugendform sowie das Prosopon — und zwei im Ruhezustande befindliche — die von den Apodermata repräsentierten Nymphophan- und Teleiophanstadien — auf. Diese letzteren Stadien sind, wie vorher hervorgehoben (S. 153) in Rückbildung begriffene Nymphenstadien (1. und 3. Nymphe).

Keine der beiden freibeweglichen Jugendformen besitzt irgendwelche Organe, die als larvale bezeichnet werden könnten. Bei der sechsfüssigen Jugendform oder Larve findet sich zwar ein paariges Gebilde, die aus den sogenannten Urtracheen hervorgegangenen Urstigmata, welche nicht beim Prosopon vorkommen. Aus den oben (S. 218) gegebenen Auseinandersetzungen dürfte inzwischen hervorgehen, dass diese Gebilde nicht als wahre larvale Organe aufgefasst werden können. Die betreffende Jugendform stellt in der Tat keine echte Larve im zoologischen Sinne dar. Soweit man aus dem Verhalten derjenigen Trombidiiden, welche noch zwei freibewegliche Nymphenstadien aufweisen, berechtigt ist, für *Trombidium* und andere Arten mit Apodermalstadien Analogieschlüsse zu ziehen, unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass diejenigen Nymphenstadien, welche bei ihnen jetzt von Apodermata vertreten werden, ursprüng-

lich der noch freilebenden (mittleren) Nymphe ähnlich waren. Jedenfalls finden sich gar keine Anhaltspunkte für eine etwaige Vermutung, dass sie, wie der Hypopus der Tyroglyphinen, einst heteromorphe und mit larvalen Organen ausgestattete Stadien repräsentierten. Wir können daher beinahe mit voller Sicherheit darauf schliessen, dass in der Entwicklungsreihe von *Trombidium* und Verwandten keine echten Larven irgendwo aufgetreten sind, sowie dass die Entwicklungsweise hier ursprünglich — d. h. wenn sämtliche Nympenstadien noch freibeweglich waren — keine Metamorphose, sondern eine ganz regelmässige Homoepimorphose war.

Es fragt sich aber nun, ob diese Epimorphose durch die Rückbildung zweier ursprünglich freilebender Nymphenstadien zu Apodermalstadien komplizierter geworden ist. Es ist wahr, dass diese Stadien sich im Ruhezustande befinden, und man ist wohl im allgemeinen geneigt, in dem Auftreten von Ruhestadien eine Komplikation der nachembryonalen Entwicklung zu erblicken. Ich dann dennoch im vorliegenden Falle eine solche Auffassung nicht gutheissen. Der Ruhezustand ist auch hier, wie bei dem eingeschlossenen Hypopus, eben durch die Rückbildung bedingt. Bei *Trombidium* und mehreren anderen Trombidiiden und Hydrachniden ist nämlich die von einem Apoderma vertretene Nymphe — ihr Apoderma mag mit oder ohne Ausstülpungen für die Extremitäten sein — schon so rudimentär geworden, dass ihre Beweglichkeit hierdurch eingebüsst worden ist. Es handelt sich in der Tat lediglich um eine Etappe auf dem Wege zur Unterdrückung der betreffenden Jugendstadien, welche Unterdrückung bei vielen anderen Arten, wie dies aus der Tabelle (S. 194 f.) zur Genüge hervorgeht, schon so weit gegangen ist, dass diese Stadien hier aus der ontogenetischen Entwicklungsreihe gänzlich weggefallen sind. Es kann demnach, zumal auch die inneren Vorgänge nicht durchgreifender zu sein scheinen, als in vielen anderen Fällen, wo die verschiedenen Jugendstadien noch freilebend sind, meines Erachtens nicht von einer Komplikation die Rede sein, sondern diese Erscheinung erweist sich im Gegenteil als ein Streben zur Abkürzung und damit eher zur Vereinfachung der nachembryonalen Entwicklung. Diese Entwicklung ist also keine komplizierte Metamorphose, sondern nichts anderes als eine Epimorphose mit zwei rudimentär gewordenen Jugendstadien. Meine Auffassung betreffs der nachembryonalen Entwicklungsweise bei *Trombidium* und anderen Milben, die ebenfalls Apodermalstadien aufweisen (wie *Pimeliaphilus*, *Pterygosoma* ♀, *Diplodontus* etc.), steht also mit der bisher üblichen in schroffem Widerspruch. Es dürfte kaum angebracht sein, nur wegen des rudimentären Zustandes der Apodermalstadien, die hierdurch entstandene Modifikation etwa als eine Heteroepimorphose zu bezeichnen.

Ebensowenig wie bei *Trombidium* und Verwandten finden sich bei den übrigen *Trombidiformes* wahre Larven. [1] In denjenigen Fällen, wo gegenwärtig zwei freilebende Nymphenstadien (*Tetranychus*, *Halacarus* p.) oder — ohne Apodermalstadien — nur

---

[1] Von ABENDROTH (1868, S. 50) wird als provisorisches Organ „der Saugapparat der Hydrachnidenlarven" angesehen. Nach NORDENSKIÖLD (1898) sind aber die Mundteile der Hydrachnidenlarven mit denjenigen der Prosopa übereinstimmend gebaut. Wenn in dieser Hinsicht Unterschiede vorkommen, so weisen die Larven überhaupt einen ursprünglicheren Bau als die Prosopa auf. Man kann demnach auch hier keinenfalls von larvalen Organen reden.

ein solches vorkommt (die in der Tabelle angeführten Arten der *Cheletinae*, *Hygrobatinae*, *Hydrachninae*, *Halacarus* p.), handelt es sich also um eine mehr oder weniger stark verkürzte Epimorphose. Eine verschiedene Stufe der Abkürzung zeigen die beiden Geschlechter von *Ped. graminum*. Den höchsten Grad der Abkürzung weisen *Phytoptipalpus*, *Pterygosoma* ♂, *Podapolipus*, *Tarsonemus*, *Disparipes* und *Ped. ventricosus*, indem sämtliche Nymphenstadien vollständig unterdrückt worden sind; bei der zuletzt genannten Art ist sogar das sechsfüssige Stadium rudimentär geworden. Mit Rücksicht darauf, dass dieses Endziel hier anscheinend ursprünglich durch Vermittlung von Apodermalstadien erreicht wird, möchte ich diesen Verlauf der Abkürzung als den A-Typus bezeichnen.

Unter den *Gamasiformes* zeigen die Jugendformen in der Regel habituell eine stufenweise Annäherung an das Prosopon und besitzen keine larvalen Organe. [1] Bei den *Uropodidae* sind zwar die beiden Nymphen öfters einander ziemlich unähnlich (vgl. oben, S. 190) und die ältere Nymphe besitzt ausserdem bei mehreren Arten die Fähigkeit, mittels eines von der Analöffnung heraustretenden schleimartigen Schlauches, bezw. mittels einer hervorstülpbaren Papille (*Uroseius*) sich an Insekten und allerlei andere Gegenstände zu heften. Der genannte Schlauch wird aber von einem in der Luft erstarrten Sekret gebildet und ist kein spezifisches Organ. Inwieweit diejenigen Gewebspartien (Drüsen), von denen das genannte Sekret abgesondert wird, oder jene Papille auch beim Prosopon in gleicher oder etwa veränderter Form auftreten, ist noch nicht festgestellt worden. Jedenfalls dürften wir aber in dem genannten Verhalten kaum eine Ausbildung wahrer larvaler Organe erblicken. In dem ganzen Hauptstamm der *Gamasiformes* finden sich in der Tat keine echten Larven; auch die inneren Vorgänge sind hier, namentlich bei den *Gamasidae*, verhältnismässig sehr unbedeutend. Weil es ferner gar keinen Grund gibt für die Annahme, dass das einst bei diesem Hauptstamme mutmasslich vorhandene, jetzt allgemein weggefallene Nymphenstadium sich etwa durch den Besitz provisorischer, larvaler Organe ausgezeichnet hätte, müssen wir auch die Entwicklungsweise der *Gamasiformes* als eine allerdings schon etwas abgekürzte Epimorphose bezeichnen. [2] Bei *Ornithorodos megnini* unter den *Argasidae*, sowie bei den *Ixodidae* ist durch den Wegfall noch eines weiteren Nymphenstadiums diese Abkürzung schon vorgeschrittener. Bei *Raillietia auris* ♀ sind schliesslich sämtliche Nymphenstadien völlig unterdrückt worden. Soweit aus den bisher bekannten Tatsachen ersichtlich, kommt diese starke Abkürzung weder durch Vermittlung eines hypopusartigen noch eines apodermalen Stadiums, sondern vermutlich durch direkten Wegfall der Nymphenstadien zustande. Da inzwischen dies zur Zeit noch nicht mit vollkommener Sicherheit sich entscheiden lässt, möchte ich diesen Modus der Abkürzung, im Gegensatz zu dem H-Typus und dem A-Typus vorläufig als den X-Typus bezeichnen.

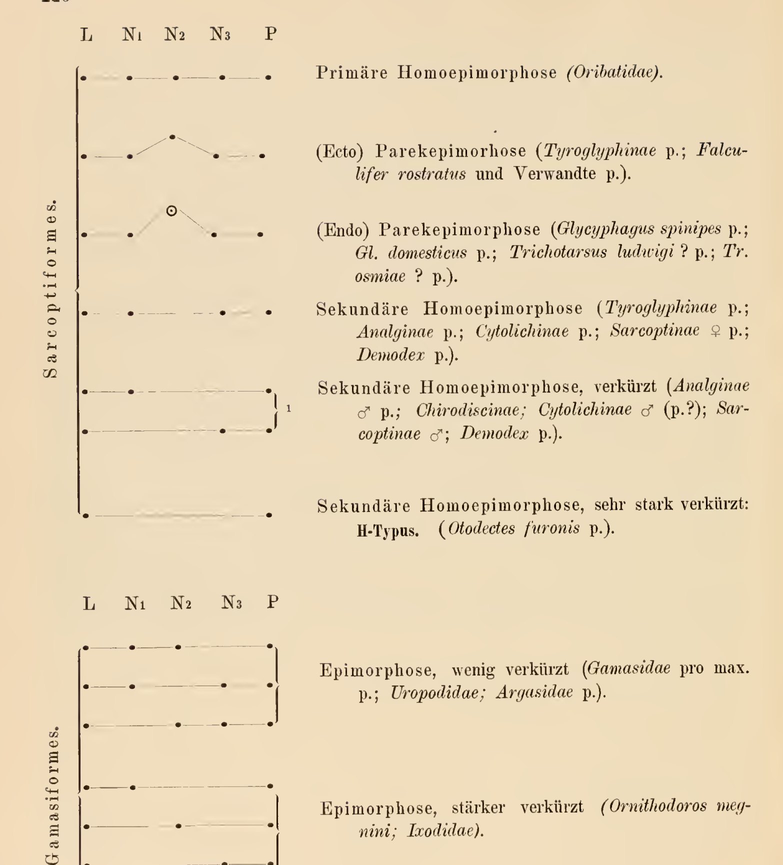
[1] Abendroth (l. c.) spricht zwar von provisorischen Organen (Saugnäpfen etc.) bei den „von Dujardin [1849 a; 1849 b] untersuchten Gamasidenlarven". Diese Jugendformen, welche von Dujardin irrig als den Gamasiden angehörig betrachtet wurden, stellen aber in der Tat Hypopus-Formen der Tyroglyphinen dar.

[2] Bei den *Holothyridae* vielleicht noch nicht abgekürzt (vgl. oben, S. 200, Fussnote 2).

15. Die verschiedenen Formen der Acariden-Epimorphose graphisch veranschaulicht.

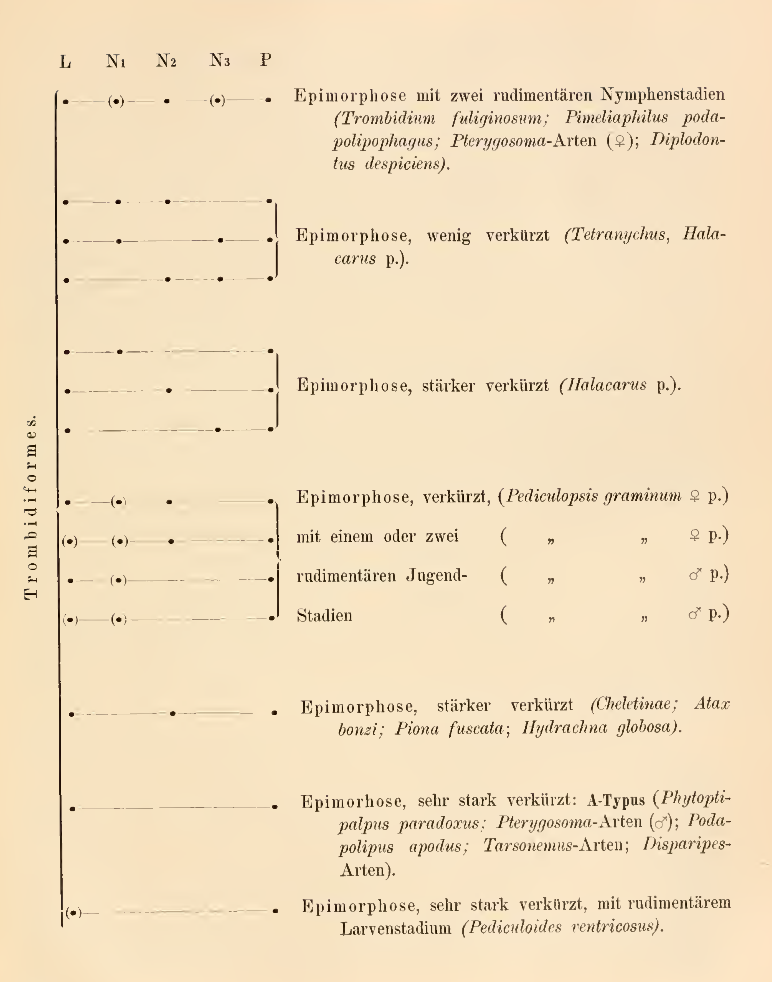
Der grösseren Übersichtlichkeit wegen wird die Entwicklungsweise und die innerhalb jedes der drei von mir unterschiedenen grösseren Acaridenzweige[1] stattfindende allmähliche Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung, so wie ich diese Erscheinungen aufgefasst habe, graphisch veranschaulicht. In dieser Zusammenstellung wird jedes nachembryonale Stadium, aber nur insofern dasselbe in der ontogenetischen Entwicklung entweder frei beweglich auftritt oder doch durch eine Häutung (etwa Apoderma) repräsentiert wird, durch einen schwarzen Punkt angedeutet, und die betreffenden Stadien werden durch eine Linie mit einander verbunden. Um den abweichenden Charakter der Parekepimorphose hervorzuheben, wird das Hypopusstadium, welches eben diesen heteromorphen Entwicklungsmodus veranlässt, aus der Linie, welche die übrigen Stadien untereinander verbindet, etwas nach oben verschoben; wenn der Hypopus eingeschlossen („encystiert") ist, wird der betreffende Punkt von einem Kreise umgegeben. Die Apodermalstadien werden eingeklammert. Es werden diejenigen Fälle, wo das sechsfüssige Jugendstadium, die Larve, in dem Masse unterdrückt worden ist, dass die dasselbe repräsentierende Häutung anscheinend unterbleibt, nicht besonders angeführt (vgl. oben, S. 191 und die Tabelle S. 192 ff.). Bei den *Gamasiformes* und *Trombidiformes* stellt die Epimorphose, im Gegensatz zu den *Sarcoptiformes*, wohl überall eine (mehr oder weniger stark verkürzte) primäre Homoepimorphose dar. In der folgenden graphischen Übersicht bedeutet L die Larve, N_1, N_2, N_3 die 1., 2. und 3. Nymphe, P das Prosopon.

[1] Der Eriophyidenzweig wird hier nicht aufgenommen, weil sämtliche Arten, so weit bekannt, sich auf derselben Stufe der Abkürzung befinden.



Epimorphose, sehr stark verkürzt: **X-Typus** *(Raillietia auris)*.

[1] Die erste Alternative dürfte die wahrscheinlichere sein.


L N1 N2 N3 P
Trombidiformes.
Epimorphose mit zwei rudimentären Nymphenstadien (Trombidium fuliginosum; Pimeliaphilus podapolipophagus; Pterygosoma-Arten (♀); Diplodontus despiciens).
Epimorphose, wenig verkürzt (Tetranychus, Halacarus p.).
Epimorphose, stärker verkürzt (Halacarus p.).
Epimorphose, verkürzt, (Pediculopsis graminum ♀ p.)
mit einem oder zwei („ „ ♀ p.)
rudimentären Jugend- („ „ ♂ p.)
Stadien („ „ ♂ p.)
Epimorphose, stärker verkürzt (Cheletinae; Atax bonzi; Piona fuscata; Hydrachna globosa).
Epimorhose, sehr stark verkürzt: A-Typus (Phytoptipalpus paradoxus; Pterygosoma-Arten (♂); Podapolipus apodus; Tarsonemus-Arten; Disparipes-Arten).
Epimorphose, sehr stark verkürzt, mit rudimentärem Larvenstadium (Pediculoides ventricosus).

16. Zusammenfassende Schlussbemerkungen.

Überblicken wir nochmals das im Vorhergehenden betreffs der nachembryonalen Entwicklung der Acariden Dargelegte! Es ergab sich zunächst, dass die von KRAMER hervorgehobene Mannigfaltigkeit, welche auf den ersten Blick so chaotisch und verwirrend erschien, sich ungezwungen von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus beurteilen und auf eine gemeinsame Regel zurückführen liess. Gerade von diesem Gesichtspunkte aus fand in der Tat diese Mannigfaltigkeit eine überraschend einfache Erklärung.

Es wurde dann bemerkt, dass die Acariden — wenn wir von den Hypopi absehen — überhaupt keine echten Larven im zoologischen Sinne besitzen. Die Aussprüche mehrerer Autoren (wie WEISSENBORN 1887, S. 89; VOGT & YUNG 1890, S. 261, u. A.), dass die „Larven" der Acariden durch Anpassung an veränderte Lebensbedingungen stark abgeändert seien, sind in der Tat, mit der soeben erwähnten Ausnahme, für die Acariden keineswegs zutreffend. Es würde mit Rücksicht hierauf am richtigsten sein, für die sechsfüssige Jugendform überhaupt den Ausdruck „Larve" gar nicht anzuwenden. Die Termini Larve (für die sechsfüssige) und Nymphe (für die achtfüssigen Jugendformen) haben sich inzwischen in der acarologischen Litteratur schon so fest eingebürgert, dass ein Versuch, dieselben durch andere Benennungen zu ersetzen, wohl kaum erfolgreich sein würde. Ich verzichte deshalb auf die Einführung solcher Benennungen und beschränke mich darauf, mit HEYMONS (1907, S. 148, inbetreff der epimorphen Insekten) hervorzuheben, „dass hier eigentlich eine nomenklatorische Inkonsequenz vorliegt".

Es wurde ferner hervorgehoben, dass die nachembryonale Entwicklung der Acariden nicht, wie vielfach angenommen, eine Metamorphose, sondern — auch in dem Falle, dass der mit provisorischen Einrichtungen versehene Hypopus auftritt — ihrem eigentlichen Wesen nach eine Epimorphose ist. In den angeblich besonders komplizierten Fällen (mit ruhenden Apodermalstadien) erwies sich bei einer kritischen Beurteilung die Entwicklung nicht als verwickelter, sondern in diesen Fällen kommt gerade umgekehrt das Streben zur Abkürzung und zur Vereinfachung der postembryonalen Entwicklung zum Ausdruck.

Da wir mit grosser Wahrscheinlichkeit für alle Acariden ausser der sechsfüssigen Larve ursprünglich drei freilebende Nymphen annehmen dürften, erscheint es, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Insekten (vgl. HEYMONS 1907, S. 149), wenigstens in vielen Fällen möglich, die betreffenden Jugendstadien verschiedener Acaridenfamilien mit einander zu identifizieren. In den drei von mir unterschiedenen grösseren Hauptzweigen des Acaridenstammes macht sich ganz unzweideutig eine Neigung zur Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung, und zwar in der Regel auf Kosten der Nymphenstadien, geltend, wenn auch andererseits eine Abkürzung der postembryonalen Periode durch Verlängerung der Embryonalperiode über das Larvenstadium, mitunter sogar über noch weitere Stadien hinaus, in einigen Fällen vorkommt. Die Unterdrückung der Nymphenstadien lässt sich in jedem der genannten drei Hauptzweige stufenweise verfolgen und diese Abkürzung führt schliesslich, aber auf verschiedenem Wege, also heterophyletisch zu dem-

selben Endresultet, wo aus der Larve direkt das Prosopon hervorgeht.[1] Die Ähnlichkeit, welche in jenen drei Zweigen der anymphale Entwicklungsmodus (H-Typus, X-Typus, A-Typus) aufweist, ist also eine blosse Homomorphie.

Die innerhalb des ganzen Acaridenstammes auftretende unverkennbare Neigung zur Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung bildet gewissermassen ein Gegenstück zu der so charakteristischen Verkürzung und Konzentration des ganzen Acaridenkörpers. Die ursprüngliche Ursache dieser Konzentrationserscheinung ist noch nicht endgültig erklärt worden. Auch betreffs der Ursache der Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung können wir uns vorläufig kein definitives Urteil bilden,[2] die tatsächliche Existenz dieser Erscheinung kann aber keinenfalls geleugnet werden. Vielleicht wird dieselbe verständlicher, wenn wir erst Klarheit über die Kausalmomente gewinnen, welche ursprünglich die im grossen ganzen etwas abweichende Form der Acaridenepimorphose, derjenigen der übrigen Arachnoiden gegenüber, veranlassten. Es sei mir gestattet, hierüber einige Gedanken auszusprechen.

Die immer weiter gehende Verkürzung und Konzentration des Acaridenkörpers, welche vor allem den hinteren Körperteil, das Opisthosoma, betraf, konnte vermutlich nicht ohne einen bedeutenden Einfluss auf mehrere Organsysteme vorsichgehen. Wir haben schon vorher nachzuweisen versucht, dass diese Erscheinung u. a. den Verlust der ursprünglichen, ventralen opisthosomalen Respirationsorgane zur Folge hatte. Dass auch andere innere Organe, wie das Nervensystem, die Verdauungsorgane, die Geschlechtsorgane u. s. w., eine starke Verdrängung und Verschiebung nach vorn erfuhren, liegt offen zutage. Während z. B. die beiden zuletzt erwähnten Organsysteme bei den übrigen Arachnoiden zum grössten Teil im Opisthosoma liegen, befinden sie sich bei den Milben zumeist vorwiegend, bei mehreren Arten sogar beinahe gänzlich im Prosoma. Das Zirkulationsorgan ist mit wenigen Ausnahmen (bei den Gamasiden, Ixodiden und *Holothyrus*) gänzlich rückgebildet worden. Auch die zunächst durch einen embryonalen Vorgang verursachte temporäre Rückbildung des 4. Laufbeinpaares ist in letzter Instanz auf die allgemeine Konzentrationserscheinung zurückzuführen. Von dem zeitweiligen Einbüssen dieses Beinpaares ist eben das Auftreten einer sechsfüssigen Jugendform („Larve“) bedingt worden, infolge dessen die nachembryonale Entwicklung von einem Stadium eingeleitet wird, welches in gewissem Gegensatz zu den übrigen Stadien der Acariden und auch zu der ersten Jugendform aller übrigen Arachnoiden steht.

Der Verlust der primären Respirationsorgane machte bei den stärker chitinisierten Milben die Erwerbung neuer spezifischer Atmungsorgane, der prosomalen Tracheen, nötig. Die sekundäre Natur dieser Tracheen kommt auch ontogenetisch durch ihr relativ spätes Auftreten — in der Regel erst im Nymphenstadium, bei den Oribatiden sogar

---

[1] Da die Abkürzung durch die Unterdrückung der Nymphenstadien zustande kommt, so kann hier nicht die Rede sein von einer Prämaturität in dem Sinne, dass die betreffende Milbe schon im jugendlichen Stadium geschlechstreif würde. Betreffs derjenigen Fälle (*Phytoptipalpus*, *Podapolipus* ♂), wo das geschlechts reife Tier nur drei Beinpaare besitzt und anscheinend eine Prämaturität vorliegt, vgl. oben, (S. 86 f.).

[2] Eine Abkürzung der postembryonalen Entwicklung durch Unterdrückung der Nymphenstadien infolge einer „incubation genitale“, wie sie TROUESSART (1895 a) für *Olodecles furonis* angibt, kann nur au diesen einzelnen Fall bezug haben.

erst im Prosoponstadium — zum Vorschein. Die hinsichtlich der Respirationsorgane unvollkommene Organisation der sechsfüssigen Jugendform der tracheenführenden Milben, wodurch das betreffende Stadium ebenfalls in Gegensatz zu den folgenden gestellt wird, dürfte demnach im Grunde gerade von der Verkürzung des Acaridenkörpers abhängen. Die bei den Milben vorkommende Modifikation der Epimorphose dürfte inzwischen nicht durch die ontogenetische Ausbildung des neuerworbenen Tracheensystems veranlasst worden sein, weil dieselbe Modifikation auch bei atracheaten Milben auftritt, sondern steht wahrscheinlich eher in Beziehung zu der Ausbildung anderer innerer Organe. Es erscheint recht wahrscheinlich, dass die Verkürzung des ganzen Acaridenkörpers zunächst eine Umformung der äusseren Körpergestalt zu einer allmählich gedrungeneren Form herbeiführte, sowie dass die inneren Organe erst später nach und nach sich der verkürzten Körpergestalt anpassten. Wir dürften wohl ferner annehmen, dass die Alteration, welche die betreffenden Organe hierdurch erlitten, nicht in einer blossen Verlagerung bezw. Verdrängung bestand, sondern dass sie auch korrelativ einer gewissen Umgestaltung unterzogen wurden. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird diese phylogenetische Umgestaltung in gewissem Masse auch in der Ontogenie rekapituliert, und es lässt sich vielleicht denken, dass eben hierdurch etwas tiefer greifende innere Vorgänge und in Zusammenhang damit bei vielen Milben auch das Auftreten eines Erstarrungszustandes vor jeder Häutung bedingt wurden. Während ursprünglich die Umgestaltung der äusseren Körperform derjenigen der inneren Organe voraneilte, kann schliesslich, wenn die Neigung zur Verkürzung des Körpers aufgehört hat [1], sozusagen wieder ein Gleichgewicht zwischen den inneren Organen und der äusseren Körpergestalt erreicht worden sein. Ist aber ein solches Gleichgewicht tatsächlich erzielt worden, so kann davon vielleicht auch die ontogenetische Entwicklung in dem Masse beeinflusst werden, dass die inneren Organe jetzt mehr direkt von der Jugendform in das Prosoponstadium übergehen, und ein oder einige Jugendstadien nunmehr als unnötig unterdrückt werden. Durch diese selbstverständlich ganz hypothetische Annahme würde einerseits die Entstehung der Erstarrungszustände vieler Milben während der Häutungen und andererseits die jetzt allgemeine Neigung zur Abkürzung der nachembryonalen Entwicklung weniger auffällig erscheinen.

Die nachembryonale Entwicklung der Acariden ist, wie schon vorher bemerkt, gewöhnlich als eine Metamorphose, vielfach sogar als eine recht komplizierte Metamorphose aufgefasst worden. Demgemäss ist die Entwicklung der Acariden nicht selten in schroffen Gegensatz zu der „direkten Entwicklung" der meisten übrigen Arachnoiden gestellt worden. Auch ist von verschiedenen Autoren ausdrücklich betont worden, dass die Milben durch ihren abweichenden Entwicklungsmodus den übrigen Arachnoiden gegen-

[1] Verschiedene Umstände deuten in der Tat darauf hin, dass die Neigung zur Verkürzung des Milbenkörpers durch Reduktion des Opisthosoma mitunter schon den Kulminationspunkt erreicht hat. Es macht sich sogar vielfach eine entgegengesetzte Tendenz, nämlich zu sekundärer Verlängerung des stark verkürzten Körpers durch eine Streckung des prosomalen Teiles, geltend. Diese Tendenz wird namentlich in denjenigen Fällen bemerkbar, wo die beiden hinteren Beinpaare von den beiden vorderen entfernt werden.

über eine Sonderstellung einnehmen. So spricht u. a. HALLER (1881 a, S. 385): „Werfen wir ferner einen Blick auf die postembryonale Entwicklungsgeschichte der Milben, so gewinnen wir auch hier die Überzeugung, dass die Stellung der Acariden zu den Arachnoiden gänzlich aufzugeben ist". Ich kann einer solchen Auffassung keineswegs beistimmen. Auch unter der Voraussetzung, dass die Entwicklung der Acariden tatsächlich eine Metamorphose sei, kann ich hierin keinen genügenden Grund zu einer Trennung dieser Gruppe von den übrigen Arachnoiden finden. Mit ebenso gutem Recht könnte man fordern, dass die Stellung der metamorphen und zwar namentlich die der holometabolen Insekten zu den epimorphen Insekten aufzugeben sei. Nun ist aber die Entwicklung der Acariden keine Metamorphose, sondern eine Epimorphose. Da „bei der überwiegenden Mehrzahl der Arachnoiden die Entwicklung mittels allmählicher Umwandlung, also mittels Epimorphose, sich abspielt" (HEYMONS 1907, S. 183), so besteht zwischen der nachembryonalen Entwicklung der Acariden und derjenigen der übrigen Arachnoiden in der Tat gar kein prinzipieller Gegensatz. Zwar zeigt die Acaridenepimorphose gewisse Modifikationen und Eigentümlichkeiten, die bei den übrigen Arachnoiden nicht wiederzufinden sind, und HEYMONS ist in vollem Recht, wenn er sich vorsichtig dahin äussert, dass die Stufe der metamorphen Entwicklung bei gewissen Milben „anscheinend" erreicht wird (l. c.) Auch diese anscheinende Metamorphose (bei den Tyroglyphinen mit Hypopusstadium) ist inzwischen ihrem Grundcharakter nach eine Epimorphose.

Innerhalb der Acariden herrscht übrigens zwischen den extremen Fällen, sagen wir z. B. zwischen den Tyroglyphinen (mit Hypopus) und den Gamasiden, hinsichtlich des Entwicklungsmodus — wenn wir von dem Fehlen des letzten Beinpaares und des Tracheensystems bei der ersten nachembryonalen Jugendform absehen, was inzwischen den Charakter des Entwicklungsmodus keineswegs beeinflusst — sicherlich ein ebenso grosser, ja sogar noch grösserer Unterschied, als zwischen den *Gamasidae* und gewissen, anderen Arachnoidenordnungen zugehörigen Arten, wie z. B. den Koenenien, deren Jugendformen sowohl unter sich als auch mit dem geschlechtsreifen Tier beträchtliche Differenzen aufweisen (vgl. u. A. RUCKER 1903). Ein Versuch, den Acariden wegen des Vorkommens einer sechsfüssigen Jugendform und der in den komplizierteren Fällen abweichenden Entwicklungsweise ihren Arachnoidencharakter abzusprechen, ist also in keiner Weise gerechtfertigt. Das Streben mehrerer der neueren Acarologen,[1] teils wegen der soeben genannten Umstände, teils wegen einzelner anscheinend abweichender embryonaler Verhältnisse oder gewisser angeblich verschiedener morphologischer Merkmale, die zumeist unrichtig interpretiert worden sind, die Milbengruppe von der Arachnoidenklasse gänzlich zu trennen oder ihr doch innerhalb dieser Klasse die Sonderstellung einer Unterklasse, sämtlichen übrigen Arachnoiden gegenüber, anzuweisen, muss energisch zurückgewiesen werden. Wir müssen den neuerdings von vielen Seiten erhöhten systematischen Rang der Milbengruppe wieder auf den sonst allgemein üblichen als eine Ordnung innerhalb der Arachnoidenklasse herabsetzen.

[1] Vgl. oben, S. 44, S. 57 Fussnote 2, S. 121 Fussnote, S. 128, S. 136 Fussnote.

IV. Bemerkungen über die Klassifikation und Phylogenie der Acariden.

A. Zur Klassifikation der Acariden.

1. Einiges über die Einteilungsprinzipien in der Acaridensystematik.

Die Klassifikation der Acariden hat noch keine annähernd feste Form erhalten. Recht viele Versuche zur Systematisierung dieser Gruppe sind von verschiedenen Autoren gemacht worden, aber kein bisher aufgestelltes System kann meiner Ansicht nach als befriedigend angesehen werden. Es ist nicht die Absicht, hier eine historische oder kritische Übersicht der zahlreichen bisherigen Systeme zu geben; in gennannter Hinsicht verweise ich auf die Arbeiten von Michael (1884 a; 1901) und Trouessart (1892).

Es mag nur das in den meisten neueren Systemen angenommene Einteilungsprinzip hier kurz besprochen werden. Nach dem Vorgang Kramer's wird zumeist auf das Vorhandensein oder das Fehlen des Tracheensystems, dann auf die Anzahl und Lage der Stigmen als primären Einteilungsgrund sehr grosser Wert gelegt. Kramer selbst sagt (1877 b, S. 217): „Man muss die Athmung als oberstes Unterscheidungsmerkmal zu Grunde legen. — — Es ist längst schon durch Special-Untersuchungen bekannt geworden, dass die Tracheenmilben als Larven noch kein Tracheensystem besitzen. — — Kurz, wo man bis jetzt hingesehen hat, treten die Tracheen erst verhältnissmässig spät in dem Milben-Individuum auf. Sollte man nicht grade auf diese Erscheinung ein Hauptgewicht legen dürfen? Es scheint mir natürlich, einem Organ, welches erst bei vollständig oder nahezu vollständig erwachsenen Milben auftritt, die Bedeutung beizulegen, die es für die Systematik der Milben künftig bekommen soll“. Kramer sieht hierin den Ariadnefaden, welcher aus dem Labyrinth der Acaridensystematik führt. Nach seinem System zerfallen die Milben „in die zwei grossen Hauptabteilungen: I. *Acarina tracheata:* Milben, welche im erwachsenen Zustande Tracheen in irgend einem Stadium der Ausbildung führen. II. *Acarina atracheata:* Milben, welche auch im erwachsenen Zustande niemals eine Spur von Tracheen führen“ (l. c., p. 218).

Die primäre Einteilung Kramer's wurde später von Haller (1881 a) und Michael (1884 a) angenommen; der letztgenannte Autor hebt indessen hervor, dass „it must be remembered that in tracheate groups exceptional forms with the tracheae rudimentary,

or even without tracheae, may occur“ (l. c., p. 47). In den Systemen von BERLESE (1885; Ac. Myr. Scorp.; 1899), CANESTRINI (1891; 1892), TROUESSART (1892) und OUDEMANS (1906 a; 1906 f) sind die Milben zwar nicht mehr je nach der Anwesenheit oder Abwesenheit der Tracheen, bezw. der Stigmata, auf zwei Hauptgruppen verteilt; die Anzahl und Lage der Stigmata sind aber sonst unter den tracheenführenden Milben noch als primäre Einteilungsmerkmale benutzt worden, was u. a. durch die Benennungen (*Prostigmata, Mesostigmata, Metastigmata, Cryptostigmata* etc.) der betreffenden Gruppen zum Vorschein kommt. In dem Streben, die Klassifikation der Acariden vor allem auf das Verhalten der Stigmen zu gründen, geht unter den neueren Acarologen OUDEMANS entschieden am weitesten. Man vergleiche sein oben (S. 57 ff.) erwähntes System, wo mehrere nur auf dieses Merkmal gegründete Subclasses und Ordines [1], deren Namen zumeist mit „stigmata“ endigen, geschaffen worden sind.

Ich habe im Vorhergehenden nachzuweisen versucht, dass das Tracheensystem der Acariden eine sekundäre Erwerbung ist, sowie dass die Stigmen in den verschiedenen Hauptgruppen vermutlich unabhängig eine verschiedene Lage erhalten haben. Da ferner einige weichhäutige Gruppen nach dem Verlust der ursprünglichen opisthosomalen Respirationsorgane überhaupt keine spezifischen Respirationsorgane erworben haben dürften [2], und da andererseits gewisse Gruppen (*Halacaridae*) oder Arten (*Hydrachnidae*) oder nur das eine Geschlecht mehrerer Arten (*Tarsonemidae*) offenbar das neuerworbene Tracheensystem wieder eingebüsst haben, so ergibt sich aus alledem, dass ein System, wo die Anwesenheit, bezw. das Fehlen der Tracheen, oder die Zahl und Lage der Stigmen als primäre und hauptsächlichste, geschweige denn als alleinige Unterscheidungsmerkmale benutzt werden, die wahren verwandtschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Gruppen nicht ganz exakt zum Ausdruck kommen lassen kann In einer reinen Determinationstabelle kann die Einteilung nach diesen Gründen zwar leicht und bequem zum Ziele führen, eine bloss auf die genannten Merkmale gegründete Klassifikation bleibt aber immerhin eine mehr oder weniger artifizielle.

Ich hebe dies hervor, nicht um die bisherigen Klassifikationen, die öfters zum grossen Teil gerade dem Determinationszwecke dienen sollen, zu tadeln. Mehrere der betreffenden Klassifikationen sind in der Tat zum genannten Zwecke recht geeignet und haben sicherlich ein verbreitetes Studium der so überaus mannigfaltig gestalteten Milben sehr gefördert. Sie verdienen stets als ernste und in vieler Hinsicht oft recht gelungene Bestrebungen, die einzelnen Gruppen zu charakterisieren und von einander zu trennen, alle Achtung. Es scheint mir aber, dass durch diese Bestrebungen die Gefahr, auf die trennenden Merkmale mitunter grösseres Gewicht, als auf die vereinenden, zu legen, nunmehr eingetreten ist.

Ich denke hier zunächst an die neue Klassifikation von OUDEMANS. Seine Subclasses und Ordines sind meines Erachtens keineswegs immer einander gleichwertig. So

---

[1] Hieraus ergibt sich, dass OUDEMANS fortwährend (1906) der Milbengruppe den systematischen Rang einer besonderen Klasse, den übrigen Arachnoiden gegenüber, zuerkennt.

[2] Als solche Gruppen betrachte ich die *Sarcoptidae, Demodicidae* und wahrscheinlich auch die *Eriophyidae;* vielleicht gehören hierher auch einzelne Oribatiden, wie *Hoplophora*. Vgl. die Tabelle, S. 89.

kann z. B. die „Ordo“ *Heterostigmata* (*Trachelostigmata*), zu welcher *Pediculopsis* und überhaupt die *Tarsonemidae* gehören, entschieden nicht den gleichen systematischen Rang wie seine Ordnung der *Prostigmata* beanspruchen. Jene Gruppe ist vielmehr unzweifelhaft gerade zu der Gruppe der *Prostigmata* der Autoren zu rechnen. Auch erscheint es mir nicht gerechtfertigt, die *Parastigmata* (*Uropodidae*) [1] nur wegen einer etwas verschiedenen Lage der Stigmen als besondere Ordnung von den *Mesostigmata* (*Gamasidae* der Autoren) zu trennen. Die *Gamasidae* und *Uropodidae* sind vorher zumeist in einer Gruppe vereinigt und auch Oudemans gibt zu, dass diese Gruppen „sicher mit einander näher verwandt als mit den übrigen Ordines“ sind (1906 a, S. 636). Auch in der „Ordo“ *Metastigmata* [2] (*Argasidae* und *Ixodidae*) findet sich eine etwa entsprechend verschiedene Lage der Stigmen. Bei mehreren *Argasidae* (sowohl bei *Argas-* als *Ornithodoros*-Arten) liegen nämlich die Stigmen nicht wie bei den *Ixodidae* hinter dem 4. Beinpaare, sondern deutlich „zwischen dem 3. und 4. Beinpaare“, mitunter, wie bei *Orn. coriaceus* C. L. Koch, sogar beinahe in der Höhe des 3. Beinpaares (vgl. u. A. Nuttall, Cooper & Robinson 1908; Nuttall & Warburton 1908). Die betreffenden Arten müssten also nach Oudemans' Definition zu den *Mesostigmata* (Verwandtschaftskreis der *Gamasidae*) gezählt werden, während andere zu den *Metastigmata* gehören. Seine „Subclasses“ *Octostigmata, Astigmata, Lipostigmata* und *Xemiostigmata* besitzen auch meines Erachtens garnicht denselben systematischen Wert wie die *Distigmata* [3]. Diese letztgenannte Gruppe enthält meiner Ansicht nach zwei verschiedene Verwandtschaftskreise, die indessen mit einander in genetischer Beziehung stehen dürften. Schon diese Andeutungen dürften genügen, um zu zeigen, wie artifiziell ein einseitig auf das Verhalten der Stigmen gegründetes System ist. Ich bin entschieden der Meinung, dass Oudemans' neue Klassifikation, die von Poppe (1906) akzeptiert worden ist, keinen Fortschritt in der Acaridensystematik bedeutet.

„Das ganze neue System von Oudemans scheint“ auch Thon „künstlich zu sein. Es erhellt schon aus unsern jetzigen Kenntnissen, dass bloss die Lage der Stigmen, um so weniger aber die Anzahl der Borsten am Vertex [4] bei einigen Gruppen zur festen und natürlichen Klassifizierung durchaus nicht genügen kann. Es ist sicher — — dass blosse Chitinstrukturen allein zu Betrachtungen über die genetische und Blutsverwandt-

[1] Oudemans führt zu den *Parastigmata* auch die *Holothyridae*. Nach Thon ist aber trotz der ähnlichen Lage der Trachealstigmen — die *Holothyridae* besitzen noch ein weiteres Stigmenpaar, dasjenige der Luftorgane (vgl. Thon 1905 a), welches von Oudemans nicht berücksichtigt worden zu sein scheint — wegen mehrerer morphologischer und histologischer Verschiedenheiten „eine enge systematische Verwandtschaft der Uropodinen und Holothyriden ausgeschlossen“ (1906, S. 720 f.).

[2] Oudemans schreibt durch einen lapsus calami auf der Seite 635 *Mesostigmata* statt *Metastigmata*.

[3] Zu der „Subclassis“ *Octostigmata* gehören die *Oribatidae* der Autoren, zu den *Astigmata* die *Sarcoptidae*, zu den *Lipostigmata* die *Demodicidae* und zu den *Xemiostigmata* die *Eriophyidae*, während seine Subclassis *Distigmata* sämtliche oben (S. 58—59) angeführten tracheenführenden Gruppen, mit Ausschluss der *Cryptostigmata* (*Oribatidae* der Aut.), umfasst.

[4] Oudemans teilt nämlich seine Subclassis *Astigmata* (*Sarcoptidae* der Autoren) je nachdem die betreffenden Milben „zwei, oder eine, oder aber keine Haare am Vertex besitzen“ in die drei „Ordines“ der *Diacrotricha*, *Monacrotricha* und *Anacrotricha*.

schaft einzelner Gruppen nicht genügen können. Hier muss in erster Linie eine gründliche Erkenntnis der inneren Morphologie entscheiden und zwar nicht nur organologisch, sondern auch histologisch. Hier sollen Zeichen der systematischen Verwandtschaft gesucht werden! In der zweiten Reihe folgt die gründliche Kenntnis der Embryonalentwicklung. Heutzutage zeigt es sich aber schon sehr klar, dass unser Wissen in dieser Beziehung bei manchen und sehr wichtigen Gruppen, geschweige bei den exotischen Formen, nur zu dürftig sind, um ein natürliches und möglichst allseitig befriedigendes System konstruieren zu können" (THON 1906, S. 721). Schon früher hat THOR (1903, S. 12) dieselben Gesichtspunkte hervorgehoben. Ich kann hierin diesen Autoren nur beistimmen.

Wenn ich mir dennoch erlaube, im Folgenden einen Entwurf zur primären Einteilung der Acariden zu machen, so geschieht dies ohne Anspruch, damit etwa eine feste Grundlage der künftigen Acaridensystematik zu geben. Dieser Entwurf hat nur die Bedeutung einer Hypothese der verwandtschaftlichen Beziehungen gewisser grösserer Gruppen, und die Einteilung soll daher auch nur als eine vorläufige gelten. Es wird hierbei zunächst auf das Verhalten der Verdauungs- und Exkretionsorgane Rücksicht genommen, das uns vielleicht Andeutungen einer naturgemässen Einteilung der Acariden in einige Hauptgruppen liefert.

BERLESE hat (1896) folgende Bemerkung gemacht: „Il tubo digerente, secondo i vari aspetti che assume nei gruppi diversi di acari, può essere classificato in tre diversi tipi, che sono:

1:o Sviluppo dell' intestino preponderante su quello delle ghiandole sue (***Cryptostigmata***- *Oribatidae, Sarcoptidae*).

2:o Sviluppo del canale intestinale mediocre, in confronto delle ghiandole annesse, che sono di notevole grandezza (***Mesostigmata***- *Gamasidae, Ixodidae*).

3:o Massima riduzione del canale digerente a tutto profitto delle ghiandole annesse, che assumono proporzioni amplissime (***Prostigmata***- *Trombididae, Hydrachnidae*)".

Er fügt noch die Bemerkung hinzu, dass „queste diverse disposizioni possono essere in rapporto col regime di vita, giacchè i primi sono essenzialmente fitofagi (tranne i sarcoptidi parassiti), i secondi ed i terzi, quasi esclusivamente carnivori o parassiti di animali superiori".

Der Auffassung, dass die drei Typen von Verdauungsorganen in bestimmter Beziehung zur Lebensweise der betreffenden Milben ständen, kann ich nicht ohne weiteres beitreten. In jeder der genannten drei Abteilungen finden sich sowohl rein phytophage, als auch rein carnivore Gruppen. So sind in der ersten Abteilung (BERLESE's *Cryptostigmata*) die *Oribatidae* und *Tyroglyphinae* vorwiegend phytophag. die *Cytolichinae, Sarcoptinae* etc. Tierparasiten, während noch andere Gruppen, wie die *Analginae*, sich hauptsächlich von tierischen Epidermalgebilden, bezw. deren Abfallsprodukten, ernähren dürften. Unter den *Mesostigmata* sind die *Ixodidae*, *Argasidae* und gewisse *Gamasidae* Ektoparasiten, die meisten *Gamasidae* wohl Raubtiere und somit carnivor, die *Uropodi-*

dae dagegen, wenigstens zum Teil, phytophag [1]. Unter den *Prostigmata* finden sich neben mehreren carnivoren auch so ausgeprägt phytophage Gruppen wie die *Tetranychinae* und die Mehrzahl der *Tarsonemidae*.

Um so mehr verdient meiner Ansicht nach BERLESE's Unterscheidung zwischen den drei obengenannten Typen unsere volle Beachtung, da wir in dem gleichen Verhalten der Verdauungsorgane wahrscheinlich das Kriterium einer engeren gegenseitigen Verwandtschaft derjenigen Gruppen, welche demselben Typus angehören, erblicken dürften. Und dazu kommt noch, dass die genannten Verwandtschaftskreise, soweit bekannt, auch bezüglich der Exkretionsorgane sich verschieden verhalten. Allerdings sind in einigen Gruppen noch verhältnismässig wenige Repräsentanten hinsichtlich ihrer inneren Anatomie untersucht worden, weshalb man oft zur Verallgemeinerung der gewonnenen Resultate gezwungen ist. Hierin liegt gewissermassen eine Gefahr, andererseits dürfte dennoch in den betreffenden Abteilungen der Typus der Verdauungs- und Exkretionsorgane [2], wenigstens den Hauptzügen nach, sich einigermassen sicher feststellen lassen.

2. Die verschiedenen Typen der Verdauungs- und Exkretionsorgane.

Wir wollen jetzt die genannten drei Typen etwas näher charakterisieren, beschränken uns dabei aber vorwiegend auf die allgemein organologischen Verhältnisse, ohne auf einzelne Modifikationen einzugehen.

Typus I. Hierher gehören nach BERLESE die *Sarcoptidae* und *Oribatidae*. Unter ihnen sind hinsichtlich der Verdauungsorgane die *Tyroglyphinae* (NALEPA 1884, 1885; BERLESE 1896; MICHAEL 1901) [3] und die *Oribatidae* (MICHAEL 1883, 1884 a; BERLESE 1896) [4] am genauesten untersucht worden. In diesen beiden Gruppen zeigt das Verdauungssystem im grossen ganzen eine unverkennbare Übereinstimmung. Der nicht besonders lange Oesophagus führt in einen verhältnismässig kurzen aber weiten, ovalen, birnförmigen oder gerundeten Mitteldarm (Ventriculus, Magen der Autoren), der am hinteren Teil mit einem mehr oder weniger grossen Paar lateraler Blindsäcke versehen ist, die einen von demjenigen des Hauptabschnittes abweichenden histologischen Bau aufweisen. Hinter dem Mitteldarm folgt bei den *Oribatidae* zunächst ein Intestinum tenue und dieses geht dann in einen ziemlich langen und weiten Enddarm über, der in zwei Abschnitte, Colon und Rectum, zerfällt; der letzte Abschnitt führt in die Analöffnung. Bei den *Tyroglyphinae* scheint, nach den Angaben NALEPA's und MICHAEL's zu urteilen, ein Intestinum tenue zu fehlen, nach Berlese (1896) sollen aber bei den *Sarcoptidae* die

[1] Vgl. SCHÖYEN (1898, S. 20 ff.) und E. REUTER (1905 a).

[2] Es werden hier nur diejenigen Exkretionsorgane berücksichtigt, die mit den Verdauungsorganen in Verbindung stehen oder doch einst gestanden sind.

[3] HALLER's (1880 c) und PAGENSTECHER's (1861 b) Beschreibungen des Darmkanales der *Tyroglyphinae* sind nach NALEPA unrichtig.

[4] Die Darstellung NICOLET's (1854) enthält nach MICHAEL mehrere irrige Angaben.

Disposition und die Anzahl der genannten Abschnitte die gleichen wie bei den *Oribatidae* sein. Innerhalb der beiden Gruppen können die Blindsäcke des Mitteldarmes inbezug auf Gestalt und Grösse bedeutende Schwankungen aufweisen [1]. Andererseits finden sich dennoch zwischen den Oribatiden und Tyroglyphinen auch gewisse Unterschiede. So besitzen jene am Vorderteil des Mitteldarmes ein Paar kleiner gestielter oder sessiler Drüsen, „pre-ventricular glands" (MICHAEL), die den letztgenannten fehlen. Bei einigen Tyroglyphinen kommen dagegen zwei kurze, blinde Exkretionskanäle (MALPIGHI'sche Gefässe der Autoren) vor, „which arise one on each side of the narrow constriction between the colon and the rectum" (MICHAEL 1901, S. 73; vgl. auch NALEPA 1884, 1885). Bei gewissen Arten, wie *Tyroglyphus siro* (L.) (nach GUDDEN 1861, 1863) und *Aleurobius farinae* (KOCH) (nach BERLESE 1896) sind diese Kanäle sehr kurz, bei der letztgenannten sogar fast rudimentär; bei anderen, wie *Glycyphagus platygaster* MICH., sind sie garnicht beobachtet worden (MICHAEL, l. c.). Dieses Verhältnis scheint mir auf eine innerhalb der *Tyroglyphinae* obwaltende Neigung zur Rückbildung der Exkretionskanäle hinzudeuten. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es, da meiner Ansicht nach die *Oribatidae* von Tyroglyphinen-artigen Vorfahren abstammen, wenig überraschend, dass die genannten Exkretionsorgane, soweit bekannt, den Oribatiden durchaus fehlen.

Die übrigen Sarcoptiden sind keineswegs so genau wie die Tyroglyphinen inbezug auf ihre innere Anatomie untersucht worden. So weit sicher bekannt, stimmt indessen ihr Verdauungssystem im wesentlichen mit demjenigen der *Tyroglyphinae* überein [2]. Bei gewissen *Analginae* finden sich (vgl. HALLER 1881 d; BERLESE 1896) ausser den wenig umfangreichen postero-lateralen Blindsäcken noch zwei kleinere antero-laterale, die vielleicht den „pre-ventricular glands" der Oribatiden entsprechen.

Da das Verdauungssystem der *Tyroglyphinae* und *Oribatidae* dem allgemeinen Charakter nach eine unverkennbare Übereinstimmung aufweist und da dieser Typus zugleich von den beiden anderen Haupttypen abweicht, dürften wir hierin ein Kriterium einer wahren Verwandtschaft zwischen den Oribatiden und Sarcoptiden erblicken. Diese Verwandtschaft kommt übrigens durch mehrere andere gemeinschaftliche anatomische Charaktere zum Vorschein (vgl. oben, S. 80 f.). Mit Rücksicht hierauf ist man unbedingt zu dem Schlusse berechtigt, dass das Fehlen oder die Anwesenheit eines Tracheensystems und der Stigmen hier von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Die Oribatiden und Sarcoptiden gehören sicher demselben Acaridenzweige an, und BERLESE hat daher ganz Recht, wenn er die beiden Familien in einer Hauptgruppe vereinigt.

Die innere Anatomie von *Demodex* ist noch sehr wenig bekannt. So weit man aus den knappen Angaben von LEYDIG (1859), MÉGNIN (1877 a), CSOKOR (1879) und

---

[1] So übertreffen z. B. bei gewissen *Nothrus*- und *Oribata*-Arten die Blindsäcke den Hauptteil des Mitteldarmes merklich an Länge, während sie bei einigen *Damaeus*-Arten nur als unbedeutende postero-laterale Erweiterungen des Mitteldarmes erscheinen; bei noch anderen Oribatiden, wie *Hoplophora magna* NIC. sind sie mässig gross, beinahe kugelförmig und gestielt.

[2] Vgl. u. A. GUDDEN 1861 (*Sarcoptes hominis*). Die Angaben mehrerer anderer unter den älteren Autoren, wie FÜRSTENBERG 1861, sind unrichtig.

Favard (1903) ersehen kann, lässt inzwischen sein Verdauungssystem sich ungezwungen mit dem Sarcoptidentypus vergleichen. Wie bei verschiedenen Sarcoptiden, so sind auch bei *Demodex* keine Exkretionskanäle (sog. Malpighi'sche Gefässe) beobachtet worden. Eine Verwandtschaft der *Demodicidae* mit den *Sarcoptidae* dürfte wohl übrigens allgemein angenommen werden. Oudemans (1904; 1906 a) leitet, wie schon vorher erwähnt, die *Demodicidae* von säugetierbewohnenden Sarcoptiden ab; eine genetische Beziehung jener kleinen Familie zu sarcoptidenähnlichen Vorfahren erscheint mir in der Tat recht wahrscheinlich. Wir dürften demnach die *Demodicidae* als einen etwas aberranten Zweig des Sarcoptidenstammes betrachten und die beiden Familien in der Superfamilie *Sarcoptoidea* vereinigen.

Andererseits können die *Oribatidae* als Repräsentanten einer besonderen Superfamilie, *Oribatoidea*, aufgefasst werden, und diese beiden Superfamilien lassen sich meiner Ansicht nach ungezwungen in einer Gruppe höheren Ranges, in der Subordo *Sarcoptiformes* vereinigen.

Typus II. Zu diesem Typus gehören nach Berlese die *Gamasidae* und *Ixodidae* der Autoren. Die Verdauungs- und Exkretionsorgane der Gamasiden (inclus. der Uropodiden) sind von Mégnin (1876 a)[1], Kramer (1876 b; 1885)[1], Winkler (1888), Michael (1889; 1892; 1894 b) und Berlese (1896), diejenigen der Ixodiden (inclus. der Argasiden) u. A. von Leydig (1855), Heller (1858), Pagenstecher (1861 a; 1861 c), Kersey (1872), Batelli (1891), Brandes (1893), Berlese (1896), Allen (1905), Williams (1905), Christophers (1906), Nordenskiöld (1905; 1908) und Bonnet (1907) beschrieben worden. Bei den genannten Gruppen sind diese Organsysteme nach demselben allgemeinen Grundplan gebaut. Der lange und enge Oesophagus führt in einen mit mehreren paarigen taschen- oder schlauchförmigen Blindsäcken versehenen Mitteldarm. Dieser Darmabschnitt selbst hat den zumeist sehr mächtig entwickelten Blindsäcken gegenüber eine verhältnismässig bescheidene Grösse, er ist in der Tat öfters, wie dies Berlese treffend bemerkt, „di dimensioni assai modeste, e sembra più una camera centrale commune dei ciechi, che un organo distinto" (1896, S. 140; vgl. auch Bonnet, l. c., p. 75). Der zentrale Teil und die zu diesem Darmabschnitt gehörigen Blindsäcke haben, im Gegensatz zum Typus I, angeblich ganz denselben histologischen Bau. Der nach dem Mitteldarm (Magen, Lebermagen) folgende Teil zerfällt in zwei deutlich von einander gesonderte Abschnitte. In den Vorderteil des oft blasenförmig erweiterten hinteren Abschnittes münden in der Regel zwei sehr lange, schlauchförmige, geschlängelte Exkretionskanäle (sog. Malpighi'sche Gefässe). Der histologische Bau dieses blasenförmigen Abschnittes, welcher durch die Analöffnung ausmündet, kann entweder ganz mit dem der Exkretionsschläuche übereinstimmen (*Gamasus*, Winkler 1888; gewisse Ixodiden, Bonnet 1907) oder sein Epithel erinnert zugleich an dasjenige des Magens und

[1] Die Mégnin'schen Angaben wie auch diejenigen in der ersteren Arbeit Kramer's (1876 b), sind nach Winkler (1888, S. 318) unzuverlässig; u. a. wird (S. 340) die Angabe Kramer's, dass das Verdauungsorgan von *Uropoda* einen von demjenigen des *Gamasus* wesentlich abweichenden Typus aufweise, als unrichtig bezeichnet.

das der Exkretionskanäle (*Ixodes reduvius,* NORDENSKIÖLD 1905). Der betreffende Abschnitt wird von mehreren Autoren als Kloake (oft auch als Rectum), von WINKLER und BONNET (siehe unten) als ein Teil des Exkretionsorganes betrachtet.

Der vordere von jenen beiden Abschnitten, derjenige, welcher den Mitteldarm mit der Kloake verbindet, ist bei den Gamasiden und Uropodiden noch gut entwickelt und völlig funktionsfähig. Bei den Ixodiden steht nach der Angabe der meisten Autoren, wie LEYDIG, HELLER, PAGENSTECHER, KERSEY, BATELLI, WAGNER (1894), BERLESE, ALLEN und NORDENSKIÖLD der Mitteldarm ebenfalls durch den genannten Darmabschnitt, welcher anscheinend wenigstens temporär noch funktionsfähig ist, mit dem Rectum, bezw. der Kloake in Verbindung. CHRISTOPHERS bemerkt indessen (1906, S. 28), dass bei *Ornithodoros savignyi* „an extremely fine canal, which appears to be a functionless rudiment, joins the central saccular gut with the rectum", wonach bei dieser Art „the alimentary system is practically a closed one" (S. 32). BRANDES hat (1893) darauf aufmerksam gemacht und BONNET (1907) hebt nachdrücklich hervor, dass zwischen dem Mitteldarm und dem sogenannten Rectum garkeine Kommunikation existiert, dass der Mitteldarm also einen hinten durchaus geschlossenen Blindsack darstelle. Demgemäss wird von dem letzteren Autor jener blasenförmige Teil „vésicule excretrice" und die Analöffnung „ouverture urinaire" genannt.

Nach BONNET soll das Geschlossensein des Mitteldarmes ein den Ixodiden allgemein und typisch zukommender Charakter sein, und die entgegengesetzten Angaben anderer Autoren werden von ihm als irrig bezeichnet. Diese Behauptung erscheint mir aber nicht gerechtfertigt. Schon der Umstand, dass so viele Autoren eine Verbindung zwischen dem Mitteldarm und dem Rectum beschreiben, verdient Beachtung. Namentlich die jüngst erschienene Arbeit NORDENSKIÖLD's (1908) zeichnet sich ausserdem durch sehr grosse Genauigkeit aus, und seine Technik ist offenbar derjenigen BONNET's weit überlegen. Ich kann deshalb die ganz bestimmten Angaben NORDENSKIÖLD's nicht bezweifeln [1].

Es unterliegt demnach keinem Zweifel, dass wenigstens bei einigen Repräsentanten der *Ixodidae* eine Kommunikation zwischen dem Mitteldarm und der Kloake besteht, sowie dass der genannte enge Darmabschnitt noch eine gewisse, wenn auch beschränkte und vielleicht nur temporäre Funktionsfähigkeit besitzt. Von diesem Verhalten bildet der bei *Ornithodoros* bemerkte Fall einen Übergang zu den von BONNET beschriebenen Fällen, wo angeblich jede Kommunikation unterbrochen ist. Es verdient Beachtung, dass in diesen Fällen die Hinterwand des Mitteldarmes, nach BONNET's ausdrücklicher Angabe, durch einen soliden Zellhaufen mit dem Vorderteil der sogenannten „vésicule excretice" verbunden ist, und zwar gerade an derjenigen Stelle, wo bei den zuerst er-

---

[1] Durch freundliches Entgegenkommen des Herrn Dr NORDENSKIÖLD habe ich Gelegenheit gehabt, seine vorzüglichen Präparate auf diesen Punkt hin zu untersuchen, und konnte mich davon überzeugen, dass an seinem Untersuchungsobjekt (*Ixodes reduvius*) der Mitteldarm durch einen, wenn auch sehr feinen Kanal tatsächlich mit dem Rectum kommuniziert. Dass der betreffende Abschnitt nicht ohne jede Funktion gewesen war, wird dadurch bewiesen, dass durch denselben recht viel Blut vom Mitteldarm in das Rectum eingedrungen war; der Kanal selbst erwies sich seiner ganzen Länge nach mit Blut erfüllt.

wähnten Repräsentanten der Verbindungskanal die Kommunikation zwischen dem Mitteldarm und Rectum noch vermittelt.

Innerhalb des Verwandtschaftskreises derjenigen Milben, deren Verdauungs- und Exkretionsorgane zum Typus II gehören, lässt sich also ein allmählicher Übergang von einem Zustande mit normal ausgebildetem und völlig funktionsmässigem Enddarm zu einem Verhalten erkennen, wo der unmittelbar hinter dem Mitteldarm und vor der Einmündungsstelle der Exkretionsschläuche befindliche Teil des Enddarmes zu einem soliden Zellhaufen rückgebildet worden ist, welcher letztere nur äusserlich die Wand des Mitteldarmes mit derjenigen der Exkretionsblase verbindet. Hierdurch geht zur Evidenz hervor, dass im letztgenannten Falle die Ausführwege der Exkretionsorgane von dem hintersten Teil des ursprünglichens Enddarmes, bezw. von der Kloake, und von der ursprünglichen Analöffnung hergestellt werden. Ob die sogenannte Exkretionsblase von Haus aus einen Teil des Exkretionsorganes oder, mit Hinblick auf das Verhalten gewisser Uropodiden (vgl. Michael 1889; 1894 b) vielleicht eher einen Abschnitt des Enddarmes ausmachte, welcher, die Mündungen der Exkretionsschläuche aufnehmend, immer mehr und dann ausschliesslich die Funktion eines exkretorischen Apparates übernahm, wobei auch sein histologischer Bau eine immer grössere Übereinstimmung mit demjenigen der Exkretionsschläuche aufwies, bleibt vorläufig unentschieden. Diese Frage ist indessen für unseren gegenwärtigen Zweck von untergeordneter Bedeutung. Die Hauptsache ist, dass die soeben geschilderten Verhältnisse uns den Schlüssel zum richtigen Verständnis des morphologischen Verhaltens der Verdauungs- und Exkretionsorgane des folgenden Typus (III) liefern.

Der Enddarm mag nun normal ausgebildet oder auch z. T. mehr oder weniger rückgebildet worden sein, so kann hierdurch keinenfalls der allgemeine Charakter des Typus II, mit dem wir uns jetzt beschäftigt haben, verwischt werden. Dieser Charakter wird einerseits durch die vorher erwähnte Gestaltung des Mitteldarmes, andererseits durch das gleichzeitige Vorhandensein der zumeist in Zweizahl auftretenden langen, geschlängelten Exkretionsschläuche gekennzeichnet. Durch die Coincidenz dieser Merkmale wird der Typus II sowohl von dem Typus I als auch von dem folgenden, Typus III, genügend unterschieden.

Von den jetzt besprochenen vier Gruppen sind die *Gamasidae* und *Uropodidae* unzweifelhaft mit einander nahe verwandt, weshalb sie auch von vielen Autoren als Unterfamilien einer und derselben Familie betrachtet werden. Vielleicht können aber beide eher den Rang einer Familie beanspruchen und in der Superfamilie *Gamasoidea* vereinigt werden. Andererseits ist auch die enge Verwandtschaft der *Ixodidae* und *Argasidae* allgemein anerkannt und die beiden Familien sind schon oft zu der Superfamilie der *Ixodoidea* gezählt worden. Die Übereinstimmung der *Gamasoidea* und *Ixodoidea* inbezug auf die Verdauungs- und Exkretionsorgane ist so auffallend, dass dieselbe gewiss als Kriterium einer wahren Blutsverwandtschaft zwischen den beiden Gruppen gelten darf. Dass ferner gerade in diesen beiden Gruppen ein Herz noch vorkommt, ist wahrscheinlich auch kein blosser Zufall. Diesen und anderen gemeinsamen Zügen der inneren Organisation gegenüber, ist es sicher von ganz untergeordneter Bedeutung, dass

die Stigmata auf etwas verschiedenen Körperstellen (hinter dem 4., zwischen dem 3. und 4. oder zwischen dem 2. und 3. Beinpaare) liegen, zumal die Stigmenlage auch innerhalb einer und derselben Familie, ja sogar innerhalb einer und derselben Gattung, wie wir schon oben (S. 234) gesehen haben, wechseln kann. Kann eine Vereinigung dieser Familien auf Grund der Lage der Stigmata an dem mittleren Körperteil zu einer Hauptgruppe (*Mesostigmata* [1] BERLESE) noch anscheinend gewisse Berechtigung beanspruchen, so ist es dagegen durchaus verfehlt, dieselben nur wegen der geringfügigen Unterschiede in der Stigmenlage als besondere Ordines zu betrachten, wie dies OUDEMANS in seiner neuen Klassifikation tut.

Die *Holothyridae* werden von OUDEMANS mit den *Uropodidae* in seiner Ordo *Parastigmata* vereinigt. Gegen diese Vereinigung opponiert THON, welcher teils wegen des Vorkommens eigenartiger Luftorgane bei *Holothyrus*, die durch ein besonderes, hinter den Trachealstigmen gelegenes Stigmenpaar ausmünden, teils wegen noch anderer abweichender anatomischer und histologischer Charaktere nicht nur die *Holothyridae* gänzlich von dem Verwandtschaftskreis der *Uropodidae* trennen, sondern für jene Familie sogar eine besondere Unterordnung oder Ordnung errichten will (vgl. THON 1905 a; 1905 c; 1906). Leider ist die ganze innere Organisation des *Holothyrus* nicht eingehender von THON beschrieben worden. So weit man aus den knappen Angaben ersehen kann, lassen sich indessen die Verdauungs- und Exkretionsorgane am ehesten mit dem Typus der *Gamasoidea* vergleichen; ein Unterschied besteht jedoch darin, dass bei *Holothyrus* ausser einem Paar von langen und grossen noch ein Paar von kurzen MALPIGHI'schen Gefässen in das Rectum mündet. Auch die für die *Gamasoidea* so überaus charakteristische Gestalt der Cheliceren findet sich bei *Holothyrus* wieder, und der Plan der Fussegmentierung stimmt nach THON genau mit demjenigen der *Ixodoidea* überein. Da hierzu kommt, dass *Holothyrus* auch ein Herz besitzt, welches sonst unter den echten Acariden (ich sehe von den *Notostigmata* ab) gerade nur bei den *Gamasoidea* und *Ixodoidea* vorkommt, so scheinen mir genügend viele gemeinschaftliche Züge zwischen *Holothyrus* und den soeben erwähnten Gruppen vorzuliegen, um die Ansicht zu berechtigen, dass die Familie der *Holothyridae*, welche aus der Gattung *Holothyrus* allein besteht, in diesen beiden Gruppen ihre relativ nächsten Verwandten besitzt. Mit Rücksicht hierauf und weil ich, im Gegensatz zu mehreren der neueren Acarologen, der ganzen Milbengruppe nur den Rang einer Ordnung zuerkennen kann, dürfte es vorläufig angemessen sein, für die *Holothyridae* eine selbständige Superfamilie *Holothyroidea* zu errichten und dieselbe mit den *Gamasoidea* und *Ixodoidea* in einer Unterordnung, *Gamasiformes*, zu vereinigen.

---

[1] TROUESSART zählt (1892) u. a. auf Grund der Lage der Stigmata auch die *Oribatidae* zu derselben Hauptgruppe (*Mesostigmata*), wie die *Gamasidae* und *Ixodidae*. Aus der oben gegebenen Darstellung dürfte indessen zur Genüge hervorgehen, dass die *Oribatidae* unbedingt aus dem Verwandtschaftskreis der beiden letztgenannten Gruppen zu entfernen und in dieselbe Hauptgruppe wie die tracheenlosen Sarcoptiden (vor allem die *Tyroglyphinae*) überzuführen sind.

Typus III. Hierher gehört nach Berlese die umfangreiche Gruppe der *Prostigmata* (s. l.). Auch hier führt der lange und enge Oesophagus in einen mit mehreren Blindsäcken versehenen Mitteldarm. Wie dies Berlese richtig bemerkt, ist der eigentliche Darmkanal zu Gunsten der geräumigen Blindsäcke sehr stark reduziert worden, so dass diese letzteren beinahe den ganzen Teil des Mitteldarmes bilden, dessen histologischer Bau angeblich überall gleich ist. Im übrigen gehen die Auffassungen der Autoren betreffs der Verdauungsorgane der dieser Gruppe angehörigen Milben weit aus einander. Ich habe schon im Vorhergehenden diese Frage eingehend erörtert und verweise auf die oben gegebene Auseinandersetzung (vgl. S. 102 ff.). Es mag hier nur kurz rekapituliert werden, dass die von mehreren Autoren (auch von Berlese, 1896) vertretene Ansicht, der Mitteldarm stände durch ein Rectum mit der Analöffnung in Verbindung, durch die genauen Untersuchungen zahlreicher Forscher sich als irrig erwiesen hat; der Mitteldarm ist vielmehr hinten durchaus geschlossen und es kommt bei diesen Milben gar keine wahre Analöffnung vor. Dasjenige Gebilde, welches von mehreren Autoren für das Rectum gehalten worden ist, ist in der Tat das oft recht stark entwickelte unpaare, dorsale Exkretionsorgan.

Auch von denjenigen Autoren, welche das Exkretionsorgan als solches richtig erkannt haben, ist die morphologische Bedeutung desselben verschieden beurteilt worden. Wie schon vorher bemerkt, kann ich der Ansicht nicht zustimmen, welche das betreffende Organ schlechtweg mit dem ehemaligen Proctodaeum identifizieren will und für den genannten Darmabschnitt, nach dem Einbüssen seiner Verbindung mit dem Mitteldarm, eine veränderte Funktion annimmt. Die richtige Deutung ergibt sich meines Erachtens ungezwungen aus einem Vergleich mit dem Verhalten derjenigen Milben, deren Verdauungs- und Exkretionsorgane zum Typus II gehören. Denken wir uns einerseits die innerhalb des Verwandtschaftskreises dieser Milben bemerkte Rückbildung des unmittelbar hinter dem Mitteldarm folgenden Darmabschnittes noch etwas weiter fortgeschritten und zwar bis zum völligen Obliterieren jenes Zellhaufens, welcher (bei gewissen *Ixodoidea*) noch die äusseren Wände der Exkretionsblase und des Mitteldarmhinterteils verbindet, so entsteht eben der hinten blind geschlossene und von dem Exkretionsorgan durchaus losgetrennte Typus des Verdauungsorganes der *Prostigmata* der Autoren. Andererseits lässt sich das oft noch vorn paarige, bezw. Y-förmig gestaltete, in anderen Fällen aber ganz unpaare dorsale Exkretionsorgan dieser Milben auf eine Zusammenschmelzung der Exkretionsblase und der in dieselbe anterolateral einmündenden zwei, mutmasslich distal verkürzten Exkretionsschläuche (Malpighi'schen Gefässe) des Typus II (*Gamasoidea*, *Ixodoidea*) zurückführen. Der Exkretionsporus der Prostigmata ist also mit der früheren Analöffnung identisch (vgl. oben, S. 105—106).

Zu dem jetzt besprochenen Typus gehören, wie schon vorher (S. 108) bemerkt, auch die *Heterostigmata* (Berlese) = *Trachelostigmata* (Oudemans), d. h. die Familie *Tarsonemidae* (incl. *Pediculopsis* und Verwandte), deren innere Organisation in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen der *Prostigmata* übereinstimmt; nur kommt hier, wenigstens bei einigen Arten, noch die Rückbildung auch des Exkretionsporus hinzu. Wegen des verhältnismässig geringfügigen Umstandes, dass das Tracheensystem mit den

Stigmata nur in dem einen Geschlecht (♀) vorhanden ist, in dem anderen (♂) fehlt (Berlese 1897), oder wegen der ein wenig verschiedenen Lage der Stigmata (beim ♀) (Oudemans 1906 a), die *Tarsonemidae* als besondere und gleichwertige Ordnung den sogenannten *Prostigmata* gegenüberzustellen, erscheint mit Rücksicht auf die grosse Übereinstimmung zwischen den beiden Gruppen inbezug auf die innere Organisation durchaus verwerflich und ist u. a. ein eklatanter Beweis dafür, dass man bei der Klassifizierung der Acariden in dem Verhalten des Tracheensystems, bezw. der Stigmata, nicht einseitig das in erster Linie entscheidende Moment erblicken darf. Wir müssen vielmehr unbedingt die sogenannten *Heterostigmata (Tarsonemidae)* in den Verwandtschaftskreis der *Prostigmata* der Autoren einreihen, was schon Brucker (1900) hervorgehoben hat. So formenreich diese letztgenannte Gruppe nun auch äusserlich ist, so erweist sie sich durch das ganz gleiche Verhalten zweier so wichtiger Organsysteme, wie der Verdauungs- und Exkretionsorgane, als eine sehr einheitliche Acaridenabteilung. Zu derselben gehören die Familien der *Trombidiidae* (mit mehreren Unterfamilien, auch derjenigen der *Bdellinae*), *Tarsonemidae*, *Hydrachnidae* [1] und *Halacaridae* [2].

Weil eine auf das Verhalten des Tracheensystems basierte primäre Einteilung der Acariden aus den vorher angeführten Gründen nicht angemessen ist und es wenig wünschenswert erscheint, die Hauptgruppen mit Namen zu benennen, die sich auf jenes Einteilungsprinzip beziehen, vermeide ich alle mit „stigmata" endigenden Namen. Ich ziehe deshalb vor, die Hauptgruppen nach irgend welcher typischen und allgemein bekannten Familie zu benennen, wie dies ja auch sonst in der systematischen Zoologie allgemein üblich ist. Ich fasse demnach die genannten Familien in der Superfamilie *Trombidoidea* zusammen, welche die einzige Superfamilie der Subordo *Trombidiformes* bildet.

Der Umstand, dass der von den *Trombidiformes* repräsentierte Typus der Verdauungs- und Exkretionsorgane sich ungezwungen von dem Typus II ableiten lässt, im Verein mit der Tatsache, dass diese beiden Typen unter sich unbedingt viel grössere Übereinstimmung als mit dem Typus I aufweisen, scheint mir die Annahme zu berechtigen, dass auch die beiden betreffenden Unterordnungen selbst mit einander enger als mit dem Verwandtschaftskreis der *Sarcoptiformes* verwandt sind, dass m. a. W. die Abtrennung derjenigen Zweigfasern, die den genannten beiden Acaridenabteilungen den Ursprung gegeben haben, erst nach der Abzweigung des Astes des *Sarcoptiformes* von dem gemeinsamen Acaridenstamme erfolgt hat. Von den beiden soeben genannten Unterordnungen zeigen die *Gamasiformes* inbezug auf die Verdauungs- und Exkretionsorgane, durch das Vorkommen eines Herzens in allen drei Superfamilien, durch die mehr ausgesprochen scheerenförmige Gestalt der Cheliceren, etc. einen ursprünglicheren Zustand als die *Trombidiformes.* Wenn auch diese letzteren andererseits gewisse primitive Cha-

[1] Die Familie der *Hydrachnidae* dürfte nach Nordenskiöld (1898) polyphyletischen Ursprungs sein, d. h. von verschiedenen Trombidiidenartigen Vorfahren abstammen.

[2] Ob auch die *Labidostomidae* (*Nicoletiellidae*), deren systematische Position so verschieden beurteilt worden ist — sie werden von Canestrini (1892) zu den *Mesostigmata,* von Berlese (1899) zu den *Cryptostigmata,* von Oudemans (1906 a) als selbständige Ordnung, *Stomatostigmata*, zwischen die *Prostigmata* und *Trachelostigmata* (*Heterostigmata*) gestellt — auch hierher gehören, muss vorläufig, bis auch die innere Organisation dieser Gruppe bekannt geworden ist, dahin gestellt bleiben.

raktere bewahrt haben, wie die in verschiedenen Gruppen noch vorkommende hintere Lage der Genitalöffnung [1] und vielfach auch mehr oder weniger deutliche Spuren einer Segmentierung, dürften vielleicht die *Trombidiformes* dennoch eine relativ jüngere Abteilung als die *Gamasiformes* repräsentieren.

Typus IV. Die Familie der *Eriophyidae*, welche äusserlich vor allem durch das Fehlen der beiden hintersten Beinpaare und durch die mehr oder weniger wurmförmig verlängerte Körpergestalt unter den Acariden eine Sonderstellung einnimmt, ist im Vorhergehenden noch nicht besprochen worden. Auch die Verdauungsorgane dieser in sich eng abgeschlossenen Familie weichen von denen der übrigen Milben ab. Nach NALEPA (1887, S. 135) durchzieht der sehr feine Oesophagus „das Hirnganglion seiner ganzen Länge nach und erweitert sich gleich hinter demselben in den sehr dehnbaren Magendarm [Mitteldarm]. Derselbe ist ein lang gestrecktes Rohr, welches das Abdomen der Länge nach durchzieht und sich erst nahe vor der Analöffnung in einen kurzen, engen Enddarm verengt“ [2]. — — „Das Epithel des Magendarmes ist undeutlich und schwer wahrzunehmen. — — Jene grossen, kolbenförmigen Zellen, welche die Epithelzellen des Magendarmes [Mitteldarmes] von *Tyroglyphus, Trombidium, Phalangium* etc. weit überragen, kamen hier nicht zur Beobachtung“ (S. 136). Der langgestreckte und gerade, rohrförmige Mitteldarm besitzt nach NALEPA garkeine Blindsäcke. Auch konnten keine MALPIGHI'schen Gefässe aufgefunden werden; dagegen finden sich am Rectum meist drei birnförmige, einzellige Drüsen von auffallender Grösse. Wie ersichtlich, gehört das Verdauungssystem der Eriophyiden keinem der drei oben erwähnten Typen an.

Die systematische Stellung der *Eriophyidae* ist verschieden beurteilt worden. Vielfach werden sie wegen der verlängerten und geringelten Körpergestalt in Beziehung zu den *Demodicidae* gebracht (vgl. oben, S. 78 f.), während neuerdings OUDEMANS (1906 a, 1906 f) ihre Abstammung von blätterbewohnenden Trombidiiden (wie *Tetranychus* und Verwandten) vermutet. Das Verdauungssystem der Eriophyiden ist aber von demjenigen der Trombidiiden (auch der pflanzensaugenden *Tetranychinae*) überaus verschieden. Bei diesen bilden ja gerade die Blindsäcke den bei weitem grössten Teil des ganzen Mitteldarmes, welcher hinten durchaus blind geschlossen ist und die ehemalige Verbindung mit dem Enddarm definitiv aufgegeben hat. Es ist nun sehr unwahrscheinlich, dass der Mitteldarm nach einer völligen Lostrennung von dem Enddarm wieder mit demselben in direkte offene Kommunikation getreten sei. Mit Rücksicht hierauf und wegen des durchaus verschiedenen morphologischen und histologischen Baues des ganzen Verdauungssystems ist eine Ableitung der *Eriophyidae* von dem Verwandtschaftskreis der *Trombidiidae* kaum denkbar. Auch von dem Typus II (demjenigen der *Gamasiformes*) weichen die Verdauungsorgane der Eriophyiden so stark ab, dass eine genetische Bezie-

[1] Eine ähnliche Lage der weiblichen Genitalöffnung kommt auch bei einigen *Gamasiformes* (*Rhodacarus, Spelaeorrhynchinae*) vor (vgl. unten, S. 250, Fussnote 4).

[2] Die abweichende Darstellung LANDOIS' (1864) ist nach NALEPA irrig.

hung dieser Familie zu jener Gruppe, zumal sie auch sonst an dieselbe garkeine Anklänge zeigt, fast ausgeschlossen erscheint.

Dass das Verdauungssystem der *Eriophyidae* mit dem ersten jener drei Typen (demjenigen der *Sarcoptiformes*) relativ am meisten übereinstimmt, steht ausser jedem Zweifel Wegen des Fehlens jeglicher Blindsäcke und der geraden, rohrförmigen Gestalt des Mitteldarmes unterscheidet sich dasselbe aber andererseits von dem genannten Typus in dem Masse, dass es demselben nicht direkt untergeordnet werden kann, sondern repräsentiert einen besonderen, vierten, Typus. Mit Rücksicht hierauf können die *Eriophyidae* meines Erachtens auch nicht in Beziehung zu den *Demodicidae* gestellt werden, mit denen sie, wie oben bemerkt, eine äusserliche Ähnlihkeit besitzen, welche indessen aller Wahrscheinlichkeit nach nur eine durch das Leben in engen Räumen bedingte Konvergenzanalogie darstellt (vgl. oben, S. 79). Die *Eriophyidae* nehmen in der Tat unter den Acariden eine so isolierte Stellung ein, dass wir sie wohl am besten als Repräsentanten einer besonderen Superfamilie, *Eriophyoidea,* und Unterordnung, *Eriophyiformes,* betrachten müssen.

Während ich zwischen den *Trombidiformes* und *Gamasiformes* eine engere Verwandtschaft, als mit den *Sarcoptiformes* angenommen habe, so möchte ich dagegen am ehesten in diesem letztgenannten Formenkreis, wenn auch entfernte, Anknüpfungspunkte mit den *Eriophyiformes* suchen. Vielleicht haben die Zweigfasern, welche den *Eriophyidae* den Ursprung gaben, von dem gemeinsamen Acaridenstamme in relativer Nähe derjenigen Fasern sich abgetrennt, welche später zu den *Tyroglyphinae* führten. Jedenfalls dürfte der Eriophyidenzweig schon lange Zeit eine selbständige Entwicklung geführt haben. Ob wir die *Eriophyiformes* mit den *Sarcoptiformes* zu einem den *Gamaso-Trombides* entsprechenden Verwandtschaftskreis vereinigen können, erscheint mir noch fraglich. Andererseits dürfte die Verbindung der von den *Eriophyiformes* und *Sarcoptiformes* repräsentierten Zweigen mit denen der *Gamasiformes* und *Trombidiformes* in eine recht frühe Epoche zurückzuverlegen sein.

Von den vier Unterordnungen haben die *Gamasiformes* und *Trombidiformes* noch einige relativ ursprüngliche Züge bewahrt, während die *Eriophyiformes* und *Sarcoptiformes* sich im allgemeinen als mehr abgeleitet und degeneriert erweisen, wenn auch bei den letzteren gewisse ursprüngliche Charaktere, wie die ausgesprochen scheerenförmige Gestalt der Cheliceren und das Auftreten in einigen Gruppen von drei freibeweglichen Nymphen, sich bewahrt haben. Wenn die *Notostigmata* wahre Acariden darstellen, so repräsentieren sie eine fünfte Unterordnung.

Ich habe mit diesen kurzen Bemerkungen keineswegs beabsichtigt, eine annähernd erschöpfende Darstellung der gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Acaridengruppen zu geben — eine solche würde weit aus dem Rahmen vorliegender Arbeit hinaus führen — sondern nur einige Gesichtspunkte mitgeteilt, die bei einer diesbezüglichen Beurteilung Beachtung zu verdienen scheinen. Die hier vorgeschlagene

Klassifikation, welche derjenigen BERLESE's (1899) am nächsten kommt, will demnach auch keineswegs den Wert eines annähernd definitiven Systems beanspruchen, sondern gilt nur als Ausdruck einer Bestrebung, die natürlichen verwandtschaftlichen Verhältnisse der grösseren Gruppen, so wie ich sie gegenwärtig auffasse, möglichst exakt wiederzugeben. Ich lasse jetzt diese Klassifikation in tabellarischer Form folgen.

3. Entwurf eines neuen Systems der Acaridenordnung. [1]

Subordines	Superfamiliae	Familiae
Gamasiformes [2] ***(Parasitiformes)***	***Holothyroidea***	*Holothyridae.*
	Gamasoidea (Parasitoidea)	*Gamasidae (Parasitidae).* *Uropodidae.*
	Ixodoidea	*Ixodidae.* *Argasidae.*
Trombidiformes [3]	***Trombidoidea***	*Trombidiidae.* *Tarsonemidae.* *Hydrachnidae.* *Halacaridae.*
Sarcoptiformes [4]	***Oribatoidea***	*Oribatidae.*
	Sarcoptoidea	*Sarcoptidae.* *Demodicidae.*
Eriophyiformes [5] ***(Phytoptiformes)***	***Eriophyoidea (Phytoptoidea)***	*Eriophyidae (Phytoptidae).*

[1] Die *Notostigmata* werden hier nicht aufgenommen

[2] = *Mesostigmata* BERLESE (1899). — Der Gattungsname *Gamasus* ist in letzter Zeit aus Prioritätsrücksicht gegen *Parasitus* vertauscht worden. Mit Hinblick auf die nicht-parasitische Lebensweise der allermeisten Arten der genannten Gattung ist es sehr zu bedauern, dass dieselben einen so unzutreffenden Gattungsnamen führen müssen. Aus Zweckmässigkeitsgründen habe ich in vorliegender Arbeit in der Regel noch den alten, allbekannten Namen *Gamasus* gebraucht. Für den Fall, dass eine Änderung des Gattungsnamens eine entsprechende Änderung auch der auf den betreffenden Namen sich bezichenden Benennungen von Familien und anderen systematischen Kategorien zur Folge haben muss — eine Frage, die vielleicht nicht so ganz selbstverständlich ist, weil solche Namen ebenfalls unter das Prioritätsgesetz fallen könnten — führe ich in der vorliegenden Klassifikation für die hier in Rede stehenden Gruppen doppelte Benennungen an.

[3] = *Prostigmata* + *Heterostigmata* BERLESE (1899), vielleicht mit Einschluss der *Labidostomidae (Nicoletiellidae).*

[4] = *Cryptostigmata* BERLESE (1899), vielleicht mit Ausschluss der *Labidostomidae*, und mit Einschluss der *Demodicidae.*

[5] = *Vermiformia* BERLESE (1899) mit Ausschluss der *Demodicidae.*

B. Zur Phylogenie der Acariden.

4. Die Acariden als retrograde Arachnoiden.

Am Schlusse mag noch die Stellung der Acariden zu den übrigen Arachnoiden kurz besprochen werden. Wie schon früher erwähnt (vgl. u. a. S. 57, Fussnote 2), wollen einige Autoren, wie HALLER (1881 a), OUDEMANS (1885; 1906 a; 1906 f), CANESTRINI (1890 b; 1891; 1892), SUPINO (1895) und BERLESE (1899) die Acaridengruppe ganz von den Arachnoiden entfernen und ihr den Rang einer besonderer Classis zuerkennen. Dieser Auffassung scheinen auch KENNEL (1891) und THOR (1903) zuzuneigen. TROUESSART (1892) stellt ebenfalls die Acariden in Gegensatz zu allen übrigen Arachnoiden, rechnet sie aber noch als eine eigene Unterklasse zu der Klasse der Arachnoiden.

Ich habe im Vorhergehenden an verschiedenen Stellen die Argumente, welche jene Autoren für die Trennung der Acariden von den Arachnoiden angeführt haben, zurückzuweisen versucht und wiederholentlich die prinzipielle Übereinstimmung der Acariden, sowohl in morphologischer als auch in ontogenetischer Hinsicht, mit den übrigen Arachnoiden hervorgehoben. Indem ich auf die betreffenden Abschnitte der vorliegenden Arbeit verweise, will ich jetzt bemerken, dass die Acariden als echte Arachnoiden nur den Rang einer Ordnung der Klasse Arachnoida beanspruchen können.

Die Frage nach der Stellung der Acariden unter den Arachnoiden ist recht verschieden beantwortet worden. Während von einigen Autoren, wie ABENDROTH (1868), THORELL (1876) und MICHAEL (1894 a; 1901), die Acariden als eine verhältnismässig ursprüngliche Gruppe betrachtet werden,[1] werden sie von den meisten übrigen, wie CLAUS (1885), WINKLER (1886), TROUESSART (1892), LAURIE (1894), WAGNER (1895), HAECKEL (1896) und mehreren Anderen, sowie bekanntlich in den meisten zoologischen Hand- und Lehrbüchern im Gegenteil als recht abgeleitete, und zwar zumeist als durch Parasitismus degenerierte Formen aufgefasst.

Ich bin mit diesen Autoren darin vollkommen einverstanden, dass die Milben einen abgeleiteten und überhaupt in retrograder Entwicklung sich befindenden Zweig des Arachnoidenstammes darstellen. Diese retrograde Entwicklung kommt durch die starke Verkürzung des Körpers, durch den Verlust der mutmasslich ursprünglichen opisthosomalen Respirationsorgane, — der bei vielen Gruppen indessen durch die Neuerwerbung prosomaler Tracheen kompensiert worden ist —, durch die einfache Gestalt des Herzens (bei den *Gamasiformes*) bezw. durch das gänzliche Fehlen dieses Organes (bei den übrigen echten Milben), in gewissen Gruppen ausserdem durch den Verlust auch der neuerworbenen Tracheen, durch die häufige Rückbildung der Augen und durch Vereinfachung verschiedener anderer Organisationsverhältnisse (Nervensystem, Muskulatur etc.) recht deut-

[1] Der Kuriosität wegen mag erwähnt werden, dass nach MÉGNIN (1876 a, S. 290) „les Gamasidés forment une transition très naturelle entre les insectes hexapodes et les arachnides". Nach BERNARD (1892 a) bilden die Acariden mit Hinblick auf die Lage der Stigmen etc. ein Zwischenglied zwischen den Arachnoiden und den antennaten Tracheaten.

lich zum Vorschein. Diese Degenerationserscheinungen schlechtweg auf Parasitismus zurückzuführen, ist aber keineswegs gerechtfertigt. Wohl gibt es unter den Acariden zahlreiche parasitische Formen und gerade diese haben lange Zeit sowie ganz vorherrschend die Aufmerksamkeit der Naturforscher und Ärzte auf sich gelenkt, wodurch die Gefahr nahe lag, die Befunde dieses einseitigen Studiums zu verallgemeinern, und die Auffassung leicht Eingang finden konnte, dass die Milben überhaupt eine parasitische Lebensweise führten. Wenn man aber die überaus zahlreiche Schaar der Acariden überblickt, so ergibt sich einerseits, dass die parasitischen Formen nur einen geringen Teil sämtlicher Milben ausmachen, andererseits, dass in jeder der drei grösseren von mir unterschiedenen Hauptgruppen (*Sarcoptiformes*, *Gamasiformes*, *Trombidiformes*) diese Parasiten verhältnismässig abgeleitete, die freilebenden, nichtparasitischen Arten dagegen die ursprünglichsten Formen darstellen. [1] Da wir diese letzteren füglich nicht von den abgeleiteteren, parasitischen herleiten können, so folgt hieraus, dass wir auch die allgemein retrograde Entwicklung der ganzen Acaridengruppe an und für sich nicht auf Parasitismus zurückführen können, wohl ist aber in den betreffenden Verwandtschaftskreisen diese Regression in vielen Fällen durch Parasitismus noch verstärkt worden.

Es lässt sich nicht verleugnen, dass unter den Arachnoiden ziemlich allgemein eine Tendenz zur Verkürzung und Konzentration des Körpers sich geltend macht. Diese Tendenz, deren tatsächliche Ursache sich vorläufig noch nicht endgültig entscheiden lässt, — hier jedenfalls aber nicht auf Parasitismus zurückzuführen ist —, hat bei den Acariden ihren Höhepunkt erreicht. Durch die immer stärkere Reduktion des Opisthosoma dürften dann auch die retrograde Entwicklung und die Degenerationserscheinungen verschiedener Organsysteme eingeleitet worden und allmählich weiter fortgeschritten sein.

Neuerdings haben sich THOR (1903) und THON (1905 d) gegen die Auffassung, dass die Acariden retrograde Arachnoiden darstellen, geäussert. Ob die Acariden von jenem Autor überhaupt zu den Arachnoiden gerechnet werden, erscheint fraglich, weil er die beiden hinteren Beinpaare morphologisch zu dem Opisthosoma (Abdomen) rechnet (l. c., p. 11). THON betrachtet zwar die Milben als Arachnoiden, neigt aber mit Hinblick auf die Befunde bei *Holothyrus* der Ansicht zu, dass „die Acariden einen seitlichen, sich selbständig, progressiv entwickelnden Ast am Arachnoideenstamme darstellen“ (l. c., p. 38). Demgemäss erblickt er „im *Holothyrus* einen äusserst entwickelten, phylogenetisch sehr jungen Zweig“ und findet „in der *Holothyrus*-Organisation eine heftige Stütze“ für diese seine Theorie. Die von ihm in der betreffenden Arbeit geschilderten Verhältnisse bei *Holothyrus* — er beschreibt hier u. a. ein gut entwickeltes Coxaldrüsenpaar und sechs Paare von Cruraldrüsen, welche die segmentale Anordnung des Acaridenprosoma in auffallender Weise zum Ausdruck kommen lassen — scheinen

[1] So bilden unter den *Sarcoptiformes* die freilebenden Tyroglyphinen unzweifelhaft die ursprünglichste Gruppe. Unter den *Gamasiformes* werden die *Ixodoidea* wegen der hinteren Lage der Stigmen allgemein als ursprünglicher als die *Gamasoidea* betrachtet; inbezug auf die Verdauungsorgane — ich erinnere u. a. an den noch gut ausgebildeten und regelmässig funktionierenden Enddarm — und die Mundteile verraten aber die *Gamasoidea* ein entschieden ursprünglicheres Verhalten als die *Ixodoidea*, während dagegen die Stigmalage meines Erachtens in fraglicher Hinsicht nicht als Kriterium gelten darf. Auch bei den *Trombidiformes* sind die ursprünglichsten Gruppen entschieden unter den zahlreichen freilebenden nichtparasitischen Formen zu suchen.

mir aber eher für die gerade entgegengesetzte Auffassung zu sprechen. Er gibt auch selbst zu, dass „jene Forscher, welche Acariden von übrigen Arachniden durch Reduktion direkt abstammen lassen, werden in der Organisation der Holothyriden sehr ursprüngliche Verhältnisse auffinden und das Tier als ein dem Ursprunge des Acaridenstammes sehr nahe stehendes betrachten" (l. c.). Gerade so! Wenn man aber mit Thon bei den Acariden retrograde Entwicklungserscheinungen in Abrede stellt und die Meinung vertritt, dass *Holothyrus* von niedrig und einfach organisierten Acaridenformen sich progressiv entwickelt hätte, kommt man zu reinen Absurditäten, wie z. B. dass das Fehlen des Herzens und der Coxaldrüse ursprünglichere, das Vorhandensein dieser Organe dagegen abgeleitetere Charaktere darstelle — um nur diese eklatanten Beispiele hervorzuheben. Die Ausführungen Thon's können in der Tat die Berechtigung der „Reduktionstheorie" keineswegs erschüttern.

Bernard ist der Ansicht „that the Mites are not *degenerated* Arachnids, but Arachnids permanently fixed at a larval stage of development" (1892 a, S. 280) und zwar werden die Milben als larvale Formen von Araneiden betrachtet. Die verhältnismässig geringe Anzahl der Körpersegmente bei den Acariden — es wird zunächst *Tetranychus tiliarum* (Herm.) zum Vergleich herangezogen — wird von ihm dadurch erklärt, dass zwischen dem Genital- und dem Analsegment, welche bei den Acariden und Araneinen homolog seien, (bei verschiedenen Milben) eine grössere oder geringere Anzahl von Segmenten eingebüsst worden seien, „excalated in the sense that the development of new segments ceased before reaching them" (l. c., p. 287). „This method of explaining the origin of the Acarids", setzt er fort, „leads us almost necessarily to assume that the Acarids in each region were the fixed larval forms of the Araneids of that region — fixed, that is, at the time when the Araneids themselves had become specialized for their different habits of life". Wagner hat (1895, S. 149 f.) diese recht merkwürdige Auffassung Bernard's, die wohl noch bei niemand Beifall gefunden hat, schon zur Genüge kritisiert, so dass ich mich hiermit nicht weiter aufzuhalten brauche (vgl. auch oben, S. 128 f.). Es mag dennoch hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die Embryonalentwicklung der Milben entschieden gegen die Bernard'sche Theorie spricht, sowie dass in den abweichenden Organisationsverhältnissen der Acariden in der Tat „deutliche Anzeichen der Degeneration und nicht ein Stillstand in der Entwickelung" (Wagner, l. c., p. 149) sich äussern. — Boas (1896, S. 15) hat meines Erachtens deshalb auch ganz Recht, wenn er die neotenische Natur der Milben in Abrede stellt.

5. Die phylogenetischen Beziehungen der Acariden.

Wenn wir nun die Acariden als retrograde Arachnoiden betrachten, so entsteht die Frage, wo wir unter den Arachnoida ihre relativ nächsten Verwandten zu suchen haben. Weil die wahre Acaridennatur der *Notostigmata* meines Erachtens noch nicht gesichert worden ist — auch With selbst, welcher diese Gruppe in morphologischer Hinsicht eingehend studiert hat, scheint darüber Zweifel zu hegen (vgl. With 1904,

S. 174)[1] — dürfte uns die Vorsicht gebieten, bei der betreffenden Beurteilung vorläufig von den *Notostigmata* abzusehen. Aus diesem Grunde werden die bei *Eucarus* gemachten Befunde hier nicht besonders berücksichtigt. Andererseits bin ich gegen With, aber mit Börner und wohl den meisten übrigen Autoren der Ansicht, dass die echten Acariden eine systematische Einheit bilden. Hierfür sprechen u. a. die Übereinstimmungen im Bau des Gnathosoma, in dem auffallenden Auftreten eines ersten sechsbeinigen Jugendstadiums,[2] in der aller Wahrscheinlichkeit nach ursprünglich gleichen Anzahl von Nymphenstadien und überhaupt in der eigenartigen postembryonalen Entwicklung, welche in drei Hauptgruppen eine ganz entsprechende Abkürzung aufweist.

Von den meisten Autoren, wie Thorell (1892), Pocock (1893 a), Laurie (1893; 1894), Michael (1894 a), Hansen & Sörensen (1898), Brucker (1900) Börner (1902 a; 1902 c; 1904) und Carpenter (1903), werden die Acariden, wohl hauptsächlich wegen der breiten, gedrungenen Körpergestalt, der annähernd gleichen Lage der Stigmen bei den *Metastigmata*, der vorgerückten Lage der Genitalöffnung bei verschiedenen Milben und der angeblichen Ähnlichkeit der Mundteile, in Beziehung zu den *Opiliones* gebracht. Nach Börner (1902 c, S. 109) ist aber die Übereinstimmung in der Mundbildung zwischen den Acariden und den *Opiliones* viel weniger weitgehend, als zwischen jenen und gewissen *Pedipalpi* (vgl. auch Börner 1904, S. 154). Der oben erwähnten anscheinend ähnlichen Lage der Stigmen kann meines Erachtens garkein taxonomischer Wert beigemessen werden, denn die Stigmata gehören bei den *Opiliones* dem Opisthosoma zu und die dazu gehörigen Tracheen sind aller Wahrscheinlichkeit nach mit einem Paar von Respirationsorganen der übrigen Arachnoiden homolog, während die Tracheen der *Metastigmata*, wie diejenigen aller übrigen Acariden, nach meiner Auffassung sekundär erworbene prosomale Gebilde darstellen,[3] die mit denen der *Opiliones* nicht morphologisch gleichwertig sind (vgl. oben, S. 73). Auch die vorgerückte Lage der Genitalöffnung bei vielen Milben dürfte auf eine (unabhängig von der ähnlichen Erscheinung bei den *Opiliones*) erst innerhalb der Acaridengruppe stattgefundene Verschiebung zurückzuführen sein. Ich verweise auf die oben, S. 35—38, gegebene Darstellung,[4] nach welcher die gene-

[1] Von Börner (1904; 1904 a) werden dagegen die *Notostigmata* als echte Acariden angesehen.

[2] Die Ausnahmen — bei den *Eriophyidae* und in den wenigen Fällen, wo das Larvenstadium innerhalb der Eischale durchlaufen wird — sind sekundärer Art und können die Gültigkeit der allgemeinen Regel nicht beeinträchtigen.

[3] Auch das Tracheensystem der *Notostigmata* mit seinen opisthosomalen Stigmen muss als sekundär erworben aufgefasst werden (vgl. oben, S. 93).

[4] Zu den in dieser Darstellung angeführten Tatsachen mag noch hinzugeführt werden, dass die weibliche Genitalöffnung nach Oudemans auch bei einigen Gamasiden und zwar bei *Rhodacarus* sowie bei den *Spelaeorhynchinae* „lies behind the 4th pair of legs, like in the spiders" (1904, S. 94). Bei *Rhodacarus roseus* Oudms liegt diese Öffnung „in the abdomen, exactly there where it is situated in spiders, indeed a most interesting fact" (1902 d, S. 51—52); bei dem Männchen hat dagegen die Genitalöffnung eine vorgerückte Lage. Als Charakteristikum für die Unterfamilie *Rhodacarinae* wird ferner angegeben, dass „the body is divided into two distinct regions: a true *thorax* and a true *abdomen* [Opisthosoma]; and this abdomen is movable, like in spiders. The animal is capable of moving it up, down, and sideward, in an angle of nearly 20 degrees" (1902 d, S. 49). Wir haben demnach hier sowohl betreffs der Lage der weiblichen Genitalöffnung (vgl. oben, S. 29, 35) als auch betreffs der Beweglichkeit des Opisthosoma gegen das Prosoma (im Larvenstadium, vgl. S. 26) ein Gegenstück zu *Ped. graminum*. Ich finde hierin noch eine weitere Stütze für die vorher ausgesprochene Auffassung, dass in diesen Fällen die bei den Arachnoiden ursprüngliche Lage der Genitalöffnung noch bewahrt ist (vgl. S. 37).

tische Beziehung der Acariden zu den *Opiliones*, bezw. zu deren mutmasslichen Vorfahren, den *Anthracomarti*, (wie auch zu den *Meridogastra)* ausgeschlossen erscheint.[1]

Es wurde schon bemerkt, dass BERNARD (1892 a) die Acariden als fixierte larvale Formen der *Araneæ* betrachtet, eine Auffassung, die wir nicht gutheissen konnten. In verwandtschaftliche Beziehung zu den *Araneæ*, obgleich nicht in dem BERNARD'schen Sinne, werden die Acariden auch von anderen Autoren, wie RAY-LANKESTER (1881) und HAECKEL (1896) gebracht. In morphologischer Hinsicht zeigen aber die Acariden keine ausgesprochenen Übereinstimmungen mit den Spinnen; auch stellen die *Araneæ* schon eine so hoch spezialisierte Gruppe dar, dass wir die Acariden nicht füglich von araneenähnlichen Vorläufern ableiten können. Bei der Besprechung der Embryologie von *Ped. graminum* wurde öfters auf Übereinstimmungen mit den Spinnen hingewiesen, weil diese unter den lipoctenen Arachnoiden in genannter Hinsicht bei weitem am genauesten untersucht worden sind. Nach unseren bisherigen Erfahrungen zu urteilen, dürften aber die embryonalen Vorgänge der Acariden sich wenigstens ebenso gut mit denen der *Pedipalpi* vergleichen lassen, weshalb wir nicht in den embryonalen Befunden das Kriterium einer speziellen Verwandtschaft gerade mit den Spinnen erblicken müssen, welche von BÖRNER (1904, S. 152) als die mit den *Pedipalpi* nächst verwandte Gruppe aufgefasst und von amblypygenartigen Vorfahren hergeleitet werden.

Unter den *Lipoctena* sind noch nur die *Solifuga*, *Chelonethi* und *Pedipalpi* übrig, da wir zu den letztgenannten nach BÖRNER auch die *Palpigradi* (Koenenien) rechnen müssen. Mit den Solifugen zeigen die Acariden weder in morphologischer noch in embryologischer Hinsicht irgend welche grössere Ähnlichkeit. Das prosomale, nach den neueren Autoren (vgl. oben, S. 68) sekundär erworbene Stigmenpaar der Solifugen ist gewiss ganz unabhängig von dem prosomalen Tracheensystem der Acariden entstanden. Auch die nach BÖRNER (1902 a), HEYMONS (1905) u. A. sekundäre Segmentierung des Prosoma bei den Solifugen dürfte nicht in direkte Beziehung zu der Gliederung des Acaridencarapax' gestellt werden, wenn auch diese Erscheinung in den beiden Gruppen vermutlich auf das Wiederauftreten eines latent gewordenen Charakters zurückzuführen ist (vgl. oben, S. 33). Nach HEYMONS (1905) zeichnen sich die Embryonen von *Galeodes* durch typische, homonome Segmentierung des Opisthosoma sowie durch den Besitz von deutlichen, später wieder verschwindenden Gliedmassenanlagen an jedem opisthosomalen Segment aus (mit alleiniger Ausnahme des ersten), ein Verhalten, von dem die Acariden so weit abweichen, dass wir diese Gruppe kaum in nahe genetische Beziehung zu den *Solifuga* stellen können.

---

[1] BÖRNER, welcher die *Notostigmata* als wahre Acariden betrachtet, erblickt (1904, S. 153 f.) in dem Vorkommen einer Patella bei jener Gruppe — sonst ist unter den echten Acariden nach ihm eine typische Patella noch nicht unzweideutig nachgewiesen worden — einen Beweis für die Zugehörigkeit der ganzen Acaridengruppe zu den patellaten Arachnoiden und findet hierin eine weitere Stütze für die Beziehung der Acariden zu den *Opiliones*. Abgesehen davon, dass ich überhaupt auf die Merkmale der *Notostigmata* bei der Beurteilung der genetischen Beziehungen der Acariden vorläufig keinen entscheidenden Wert beimessen kann (vgl. die Bemerkung auf S. 249—250), scheinen mir die soeben angeführten Gründe gegen die Abstammung der Acariden von opilionenartigen Verfahren doch von viel schwerwiegenderer Art zu sein. Übrigens kann die Anwesenheit einer Patella ebensogut für eine Beziehung zu den *Pedipalpi*, wie zu den *Opiliones*, sprechen. Vgl. weiter unten, S. 255.

An die *Chelonethi* zeigen die Acariden angeblich gewisse Anklänge. Nach WINKLER (1886, S. 117) lässt sich in der Herzform der Chernethiden ein Übergangsstadium „von den langgestreckten, mit mehreren Ostienpaaren versehenen Formen des Arachnoideenherzens zu dem kurzen einkammerigen Herzen mit nur einem Spaltenpaar, wie es bei Gamasiden und Ixodiden auftritt", erkennen.[1] Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. E. NORDENSKIÖLD setzt sich aber das Herz von *Ixodes reduvius* L. hinten in eine Caudalarterie fort,[2] die weder bei den *Chelonethi* (vgl. auch CRONEBERG 1888 und BERNARD 1896) noch bei den *Opiliones*[3] vorkommt, dagegen mit der Caudalarterie bei den Solifugen, Pedipalpen und Spinnen sich ungezwungen vergleichen lässt. Mit Rücksicht hierauf scheinen mir die Herzformen der *Chelonethi* und *Opiliones* nicht als Übergangsstadien gelten zu können. Inbezug auf die Beingliederung scheinen die echten Acariden am ehesten mit den *Chelonethi* übereinzustimmen; sie haben nach BÖRNER (1903; vgl. auch 1904 a, S. 516 Fussnote 4), wie diese, ein zweigliedriges Femur und dürften ebenfalls der Patella, wenigstens in ihrer typischen Form, entbehren[4]. Schon LAURIE hat auf die Ähnlichkeit in der Beingliederung zwischen den *Chelonethi* und Acariden hingewiesen, bemerkt aber, dass er mit Hinblick hierauf „do not propose to derive the Pseudoscorpions from the Acarina" (1894, S. 39). Ob wir dieser Übereinstimmung eine tiefere Bedeutung beizumessen haben, erscheint noch fraglich; es lässt sich nämlich mit LAURIE denken, dass in beiden Gruppen eine parallele Vereinfachung der Beingliederung eingetreten ist. Es mag noch bemerkt werden, dass die *Chelonethi* das Opisthosoma breit an das Prosoma angefügt haben, sowie dass sie, im Gegensatz zu den *Opiliones*, gut ausgebildete Praegenital- und Genitalsegmente besitzen und die Genitalöffnung im 2. Opisthosomalsegment tragen, wo meiner Ansicht nach auch bei den Acariden die ursprüngliche Lage der Genitalöffnung ist (vgl. oben, S. 37). OUDEMANS hat (1906 c) auf das Vorkommen trachealer Gebilde in der Genitalgegend bei den Männchen der Chernetiden und gewisser Acariden *(Bdellinae)* aufmerksam gemacht. Andererseits weichen die *Chelonethi* inbezug auf die embryonale Entwicklung nicht nur von den Acariden, sondern auch von den übrigen Arachnoiden recht stark ab (vgl. METSCHNIKOFF 1871 b; BARROIS 1896). Wenn auch diese Abweichungen erst sekundär innerhalb der *Chelonethi* entstanden sein dürften und vielleicht in Beziehung zu der eigenartigen Lebens-

---

[1] In einer späteren Arbeit meint WINKLER (1888, S. 338), dass „als Zwischenstadien zwischen der Herzform der Acarinen und Araneiden können wohl die Herzformen der Chernethiden und Phalangiiden angesehen werden".

[2] Dieselbe Tatsache wird auch von KATHARINA SAMSON in einem während der Drucklegung vorliegender Arbeit erschienenen Werk (1909) erwähnt. Nach dieser Verf. soll das Herz bei *Ixodes ricinus* L. (*reduvius* L.) zwei Ostienpaare besitzen.

[3] Nach WINKLER (1886, S. 115) scheint das Herz der Phalangiden überhaupt der Öffnung am Hinterende zu entbehren.

[4] Von THON (1906) werden bei *Holothyrus* die Beinglieder abweichend interpretiert, indem er die beiden Femoralglieder (BÖRNER) als Femur and Patella betrachtet. Da nach jenem Autor bei *Holothyrus* der Plan der Fussegmentierung genau mit demjenigen der *Ixodoidea* übereinstimmt und da BÖRNER gerade die *Ixodes*-Beine in seiner monographischen Bearbeitung der Arthropodenbeine berücksichtigt hat, so handelt es sich hier um eine verschiedene Deutung. Weil BÖRNER's Untersuchungen ein viel reichlicheres Material umfassen und auf die verschiedensten Arthropodengruppen ausgedehnt worden sind, so muss ich BÖRNER's Interpretierung, die sich überhaupt durch grosse Klarheit auszeichnet, vorläufig für die wahrscheinlichere halten.

weise der jüngsten Jugendstadien dieser Tiere (vgl. Metschnikoff, op. cit. p. 518) zurückzuführen sind, so scheinen sie dennoch eine direkte Ableitung der Acariden von chelonethenartigen Vorfahren zu verbieten.

Mit den *Pedipalpi* zeigen die Acariden einige bemerkenswerte Ähnlichkeiten. So lässt sich nach Börner (1902 c) die Mundbildung derjenigen Acariden, welche in dieser Hinsicht noch einen verhältnismässig ursprünglichen Typus aufweisen, ungezwungen auf diejenige gewisser *Pedipalpi* (*Uropygi*) zurückführen. Abgesehen von einer noch weiter gehenden Umbildung der Coxae des 2. Extremitätenpaares (Pedipalpen der Autoren), welche nur eine graduelle, nicht eine essentielle Verschiedenheit bedeutet, finden wir nach dem genannten Autor „keinen principiellen Unterschied zwischen der Mundbildung von *Parasitus [Gamasus]* und der der Pedipalpen (excl. Amblypygi)" (l. c., p. 106), vielmehr weist Börner mehrere schöne Übereinstimmungen zwischen der Mundbildung der betreffenden Acariden und derjenigen einiger Uropygen, vor allem *Trithyreus* und *Telyphonus*, nach. Auch in seiner grossen, sehr verdienstvollen monographischen Arbeit über die Morphologie der *Pedipalpi*, hebt Börner (1904, S. 153 f.) hervor, dass die Mundbildung der Acariden „bei vielen ihrer ursprünglichen Formen so viele Übereinstimmungen mit der der *Pedipalpen* zeigt, dass wir nur annehmen können, dass die *Acari* in diesem Merkmal den alten *Pedipalpen*charakter bewahrt, diesen die *Opilionen* dagegen sehr modifiziert haben" [1]. In derselben Arbeit werden von Börner diejenigen lipoctenen Arachnoiden, deren Beine (oder doch einige Paare) eine Patella aufweisen, in einer besonderen Abteilung, *Patellata*, vereinigt. Mit Rücksicht darauf, dass die *Notostigmata* „an allen Beinen eine typische Patella besitzen", dürften nach seiner Auffassung „die Acari zweifellos in die Gruppe der patellaten Arachniden gehören" (1904, S. 153). Indem er dem Vorhandensein des genannten Beingliedes einen hervorragenden taxonomischen Wert zuerkennt [2] und weil er bei den Acariden die vorgerückte Lage der Genitalöffnung als die primäre betrachtet, ist er der Ansicht, die Acariden mit den Opilionen in phylogenetische Beziehung zu bringen, die einzig haltbare Möglichkeit sei. Ich habe schon früher meine entgegengesetzte Auffassung betreffs der Lage der Genitalöffnung hervorgehoben und bin hinsichtlich der Stellung der Acariden zu den *Opiliones* zu einem demjenigen Börner's ganz widersprechenden Ergebnis gekommen. Die Acariden müssen meiner Ansicht nach im Gegenteil von Formen hergeleitet werden, welche die primäre Lage der Genitalöffnung im 2. opisthosomalen Segment noch besitzen, wie dies u. a. auch mit den *Pedipalpi* der Fall ist. Mit Hinblick hierauf verdient die oben angeführte bemerkenswerte Übereinstimmung in der Mundbildung zwischen gewissen Acariden und Pedipalpen meines Erachtens eine noch grössere Beachtung, als die, welche Börner ihr beizumessen geneigt ist (vgl. auch Börner 1904 a, S. 523).

---

[1] Der Umstand, dass die Cheliceren bei einigen Milben noch dreigliedrig sind, bei den meisten *Pedipalpi* dagegen zweigliedrig (nur bei den *Palpigradi* dreigliedrig), dürfte wohl dahin zu beurteilen sein, dass die Pedipalpen-Vorfahren (auch diejenigen der *Uropygi*) dreigliedrige Cheliceren besassen, sowie dass dieser Charakter von den betreffenden Vorläufern auf die Milben übertragen worden war und sich hier bei den (in dieser Hinsicht) ursprünglicheren Formen noch erhalten hat.

[2] Vgl. oben, S. 251, Fussnote.

Die Acariden zeigen aber noch andere Anklänge an die *Pedipalpi*. Ich habe schon vorher bemerkt, dass die embryonale Entwicklung der Acariden sich recht gut mit derjenigen der *Pedipalpi* vergleichen lässt und ferner darauf hingewiesen, dass bei den Pedipalpenembryonen die opisthosomalen Gliedmassenanlagen stark verkümmert sind, bezw. sogar nicht äusserlich zum Vorschein kommen, an Schnitten sich aber dennoch erkennen lassen, sowie dass die entsprechenden Anlagen noch das Bildungsmaterial für die Entwicklung der Respirationsorgane darbieten können. Es ist jedenfalls eine auffallende Tatsache, dass unter allen Arachnoidenabteilungen gerade nur bei Pedipalpen und den Acariden äusserlich sichtbare opisthosomale Extremitätenanlagen fehlen. Es wurde ferner hervorgehoben, dass durch einen Vergleich mit dem Verhalten bei *Telyphonus* das schliessliche Einbüssen der vermutlich bei den Acaridenvorfahren vorhanden gewesenen opisthosomalen Respirationsorgane recht verständlich wird (vgl. oben, S. 64, 76 f.). Bei einzelnen Milben sind winzig kleine, nur vor der Reversion an Schnitten bemerkbare opisthosomale Höcker als Rudimente solcher Gliedmassenanlagen gedeutet worden; diese werden jedoch bei dem Reversionsvorgang völlig rückgebildet. Die bei den *Pedipalpi* vorbereitete Reduktion der genannten Gliedmassenanlagen ist somit bei den Acariden, infolge der Konzentration und Kompression namentlich des Hinterkörpers noch weiter vorgeschritten, so dass die betreffenden Anlagen nicht mehr als Grundlage für die Ausbildung der ursprünglichen Respirationsorgane dienen können.

Es mag noch auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht werden, die bei einigen Pedipalpen und Acariden parallel auftritt, nämlich die sekundäre Gliederung des prosomalen Carapax', welche in beiden Fällen zur Abschnürung eines vorderen Schildabschnittes (Propeltidium, Proterosomalschild) führt, der dem Gesamtkomplex der Segmente der vier ersten Extremitätenpaare angehört. Ohne auf diese Ähnlichkeit einen grösseren Wert zu legen, bleibt es aber immerhin auffallend, dass die betreffende Erscheinung gerade in derjenigen Pedipalpen-Abteilung (*Uropygi;* auch bei *Koenenia*) auftritt, wo die Milben hinsichtlich der Mundbildung die meisten Anklänge finden. Auch sind die Uropygen wie die meisten Acariden von geringer Grösse und scheinen unter ähnlichen Verhältnissen wie die Mehrzahl der freilebenden Milben zu leben. Bei den *Uropygi* (und *Koenenia*) ist ferner die vordere Einschnürung des Opisthosoma, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den *Amblypygi*, noch unbedeutend. Schliesslich mag darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei den Acariden [1], ganz wie bei den *Pedipalpi* (und bei den Solifugen und gewissen Spinnen), das erste Beinpaar im allgemeinen nicht zur Lokomotion dient, sondern, in der Luft hervorgestreckt, als Tastorgan fungiert.

Auf Grund der oben dargelegten Auseinandersetzungen muss ich zu dem Schlusse kommen, dass unter allen Arachnoiden die *Pedipalpi* und zwar vor allem die *Uropygi*, die meisten Anknüpfungspunkte mit den Acariden darbieten. Bei ihnen scheinen gewisse für die Acariden charakteristische Merkmale, wie die Eigentümlichkeit der Mund-

---

[1] Vgl. oben, S. 16, 42, sowie ferner u. A. Pagenstecher (1860, S. 7), Michael (1881, S. 299; 1884 a, S. 132; 1886 a, S. 383), Haller (1882 a, S. 36), Kramer (1882 c, S. 390), Winkler (1888, S. 330), Kossel, Weber etc. (1903, S. 47).

bildung und die Reduktion der embryonalen opisthosomalen Extremitätenanlagen, sich so zu sagen in Vorbereitung zu befinden. Natürlich können die Acariden nicht in genetische Beziehung zu irgend welchen jetzt lebenden Formen gestellt werden, und man darf vielleicht annehmen, dass die auch jetzt verhältnismässig geringe Einschnürung des Opisthosoma der Uropygen bei deren Ahnen sich noch nicht geltend gemacht hatte, sondern dass bei diesen das Opisthosoma noch breit an das Prosoma angefügt war, wie dies z. B. bei den *Chelonethi* noch der Fall ist. Da bei den Acariden eine Reduktion gerade des hinteren Teiles des Opisthosoma stattgefunden hat, ist es verständlich, dass das bei vielen Uropygen nicht besonders gut entwickelte Flagellum in erster Linie einer Rückbildung unterworfen war; auch innerhalb der Pedipalpen, bei den *Amblypygi*, ist ja übrigens eine Reduktion dieses Körperabschnittes bemerkbar. Ich bin nicht davon überzeugt, dass der Besitz oder das Fehlen einer typischen Patella von so hervorragendem taxonomischem Wert sein würde, dass wir diesem Merkmale eine grössere Bedeutung, als den hier hervorgehobenen gemeinschaftlichen Zügen mit den *Pedipalpi*, beimessen müssten, zumal die Beingliederung der Arachnoiden auch in anderer Hinsicht Schwankungen unterworfen ist.

Die echten Acariden mögen übrigens von Pedipalpen- oder Opilionen-artigen Vorfahren abgeleitet werden, so sind sie jedenfalls aus patellaten Formen hervorgegangen, und das angebliche Fehlen einer typischen Patella bei den Milben muss wohl in beiden Eventualitäten auf Vereinfachung der Beingliederung zurückgeführt werden [1].

Im Gegensatz zu den echten Milben besitzen dagegen die *Notostigmata* an allen Beinen eine typische Patella (vgl. oben, S. 251 Fussnote, S. 253). In dem Falle, dass auch die *Notostigmata* wahre Acariden seien, und unter der Annahme, dass diese ganze Acaridengruppe monophyletischen Ursprungs sei, entsteht eine anscheinende Schwierigkeit für die Ableitung der Acariden von Uropygen-artigen Vorläufern, weil bei den *Uropygi* die 3. Extremität nach einigen Angaben (vgl. Börner 1903, 1904) einer Patella entbehren soll. Nach Hansen & Sörensen (1905) besitzen aber sämtliche *Uropygi*, wie die übrigen *Pedipalpi*, an allen vier Gangbeinpaaren eine Patella, wodurch jene Schwierigkeit aufgehoben wird. Die Anwesenheit einer Patella bei den *Notostigmata* (und eventuell auch bei den echten Acariden) braucht in der Tat keineswegs eine Annäherung speziell an die *Opiliones* zu bedeuten, sondern kann ebensogut als Zeichen einer Verwandtschaft mit den *Pedipalpi* gelten. Da ferner nach With (1904) bei den *Notostigmata* die 2. Extremität (Pedipalpe der Autoren), in voller Übereinstimmung mit den *Pedipalpi*, einer Patella entbehrt [2], während dieselbe Extremität bei den *Opiliones* (und Araneen) das genannte Glied besitzt, so zeigen die *Notostigmata* hierin sogar eine noch grössere Ähnlichkeit mit den *Pedipalpi*, als mit den *Opiliones*. Auch unter der Annahme, dass die *Notostigmata* zu den Acariden zu zählen seien, lässt sich der ganze

---

[1] Es verdient Beachtung, dass auch innerhalb der Acariden eine fortschreitende Vereinfachung der Beingliederung sich tatsächlich beobachten lässt (vgl. oben, S. 40—41).

[2] Nach Börner ist das Fehlen einer Patella an der 2. Extremität gerade ein exquisiter Charakter der *Pedipalpi*.

Acaridenstamm von Pedipalpen-artigen Vorläufern ableiten. Dagegen stehen meines Erachtens für den Versuch, die echten Acariden von irgend welcher anderen Arachnoidenabteilung herzuleiten, grosse Schwierigkeiten im Wege.

Es muss ausdrücklich bemerkt werden, dass unsere gegenwärtige Kenntnis der Morphologie und Embryologie der Acariden, wie auch mehrerer anderer Arachnoidengruppen, noch allzu lückenhaft ist, um bestimmte Schlüsse über die phylogenetische Beziehung jener Gruppe zu gestatten. Ich möchte aber aus den oben dargelegten Gründen für wahrscheinlich halten, dass die Acariden am ehesten zu den Pedipalpen und zwar zu Uropygen-artigen Vorfahren in genetische Beziehung zu bringen sind. Die Acariden stellen aber jedenfalls eine schon lange Zeit in selbständiger, einseitiger Entwicklung begriffene Abteilung dar. Ihr Ursprung ist vielleicht in der Nähe derjenigen Zweige des lipoctenen Arachnoidenastes zu suchen, die nach der Abtrennung der *Chelonethi* (vgl. BÖRNER 1904, Stammbaum) den uropygen Pedipalpen den Ursprung gaben. Durch diese Annahme würde die von BÖRNER (1904, S. 152) hervorgehobene zentrale Stellung der Pedipalpen unter den lipoctenen Arachnoiden eine noch weitere Bestätigung finden.

Verzeichnis der zitierten Litteratur.

(Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht im Original zugänglich).

1868. ABENDROTH, E. R., Ueber Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der Arachniden. Inaug.-Diss. Leipzig.

1905. ALLEN, W. E., Internal Morphology of the American Cattle Tick. — Studies Zoolog. Labor. Univ. Nebraska. N:o 67. Lincoln, Nebr.

1847. ALLMAN, G. J., Biological Contributions. N:o IV. Description of a new Genus and Species of Tracheary Arachnidans. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Vol. XX. S. 47—52. Pl. II. Fig. 11, III.

1861. AMERLING, C., Die Milbenkrankheit unserer Getreidearten. — Lotos. Jahrg. XI. S. 24—27. Mit 1 Tafel.

1872. BALBIANI, M., Mémoire sur le développement des Phalangides. — Ann. Sci. Nat. Sér. 5. Zool. T. XVI. S. 1—28. Pl. I—II.

1873. — Mémoire sur le développement des Aranéides. — Ibid. Sér. 5. T. XVIII. S. 1—91. Pl. I—XV.

1880 a. BALFOUR, F. M., Notes on the Development of the Araneina. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XX. S. 167—189. Pl. XIX—XXI.

1880 b. — Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. I. Jena. Übers. von B. VETTER.

1894. BANKS, N., Some new American Acarina. — Trans. Amer. Ent. Soc. Vol. XXI. S. 209—222.

1900. — The Red Spiders of the United States (*Tetranychus* and *Stigmaeus*). — U. S. Departm. of Agric., Div. of Entomol., Technic. Ser. N:o 8. S. 65—77.

1904. — A Treatise on the Acarina, or Mites. — Proc. Unit. States Nation. Mus. Vol. XXVIII. S. 1—114.

1908. — A Revision of the *Ixodoidea*, or Ticks, of the United States. — U. S. Departm. of Agric., Bureau of Entomol., Technic. Ser. N:o 15.

1878. BARROIS, J., Recherches sur le développement des Araignées. (Communic. prélim.). — Journ. de l'anat et de la physiol. T. XIV. S. 529—547. Pl. XXXIV.

1896. — Mémoire sur le développement des *Chelifer*. — Revue Suisse de Zool. T. III. S. 461—498. Pl. XV—XVII.

1891. BATELLI, A., Note anatomo-fisiologiche sugli *Ixodini* (Communic. prevent.). — Bull. Soc. Ent. Ital. Bd. XXIII. S. 218—235.

1866. BECK, R., A short Description of an Acarus and its Agamic Reproduction. — Trans. Roy. Micr. Soc. London. N. Ser. Vol. XIV. S. 30—34.

1872. Van Beneden, E., De la place que les Limules doivent occuper dans la Classification des Arthropodes d'après leur développement embryonnaire. — Journ. de Zool. T. I. S. 41—44.

*1882. — Sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. — Bull. scient. du départm. du Nord. Année 5. S. 299—301.

1850. Van Beneden, P. J., Recherches sur l'histoire naturelle et le développement de l'*Atax Ypsilophora* (*Hydrachna concharum*), acaride vivant en parasite sur les Anodontes. — Mém. l'Acad. roy. des Sciences Belg. T. XXIV. 24 S. 1 Pl.

1881. Berlese, A., Indagini sulle metamorfosi di alcuni acari insetticoli. — Atti del R. Ist. Ven. di Scienze, Lett. ed Arti. Ser. 5. T. VIII. S. 37—81.

1881 a. — Il polimorfismo e la partenogenesi di alcuni Acari (*Gamasidi*). (Sunto). — Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XIII. S. 290—292.

1882 a. — Note Acarologiche. — Atti del R. Ist. Ven. di Scienze, Lett. ed Arti. Ser. 5. T. VIII. S. 619—647.

1882 b. — Polymorphisme et parthénogénèse de quelques Acariens (Gamasides). — Arch. ital. de Biol. T. II. S. 108—130. Avec 1 pl. et 1 fig. d. le texte.

1882 c. — Il polimorfismo e la partenogenesi di alcuni Acari (*Gamasidi*). — Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XIV. S. 88—140. Taf. I.

1882/1892. — Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Mesostigmata (*Gamasidae*). Patavii.

1882/1893. — Idem. Ordo Prostigmata (*Trombidiidae*). Patavii.

1882/1897. — Idem. Ordo Cryptostigmata. I. (*Sarcoptidae*). Patavii.

1882/1896. — Idem. Ordo Cryptostigmata. II. (*Oribatidae*). Patavii.

1885. — Acarorum systematis specimen. — Bull. Soc. Ent. Ital. Vol. XVII. S. 121—135.

1886. — La sottofamiglia dei Tarsonemidi. — Ibid. Vol. XVIII. S. 334—354.

1896. — Ricerche sugli organi e sulla funzione della digestione negli Acari. — Riv. Pat. Veget. Vol. V. S. 129—195. Taf. VIII—IX.

1897. — Gli Acari agrarii. — Ibid. Vol. VI. S. 1—65.

1899. — Idem. — Ibid. Vol. VII. S. 312—344.

1900 a. — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Parte I:a. — Ibid. Vol. VIII. S. 1—155. Taf. I—VI.

1900 b. — Gli Acari agrarii. — Ibid. Vol. VIII. S. 227—297.

1901. — Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insecten vorkommen. — Zool. Anz. Bd. XXIV. N:o 651. S. 515—521.

1892 a. Bernard, H. M., Some Observations on the Relation of the *Acaridae* to the *Arachnida*. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XXIV. N:o 152. S. 279—291. Taf. XX.

1892 b. — An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs. — Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. V. S. 511—524.

1892 c. — The Apodidae. A morphological Study. London.

1893 a. — Additional Notes on the Origin of the Tracheae from Setiparous Glands. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. XI. S. 24—28.

1893 b. — Notes on the *Chernethidae*, with special Reference to the Vestigial Stigmata and to a new form of Trachea. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XXIV. N:o 156. S. 410—430. Pl. XXXI—XXXII.

1893 c. — The Stigmata of the Arachnida, as a Clue to their Ancestry. — Nature. Vol. XLIX. N:o 1255. S. 68—69.

1896. BERNARD, H. M., The Comparative Morphology of the *Galeodidae*. — Trans. Linn. Soc. Lond. Zool. Ser. 2. Vol. VI. S. 305—417. Pl. XXVII—XXXIV.

1889. BERTEAUX, L., Le poumon des Arachnides. La Cellule. T. V. 2:e fasc. S. 253—317. 2 Pl.

1872. BERTKAU, PH., Ueber die Respirationsorgane der Araneen. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XXXVIII. Bd. I. S. 208—233. Taf. VII.

1885 a. — Über die Coxaldrüsen der Arachniden. — Sitz. Ber. d. Niederrhein. Gesellsch. Jahrg. XLII. S. 13—16.

1885 b. — Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. S. 398—451. Pl. XX—XXI.

1849. BLANCHARD, E., De l'appareil circulatoire et des Organes de la respiration dans les Arachnides. — Ann. Sci. Nat. Sér. 3. Zool. T. XII. S. 317—351. Pl. VI—VIII.

1896. BOAS, J. E. V., Über Nootenie. Sep.-Abdr. aus Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig.

1899 a. — Nogle Bemaerkninger om Insekternes Metamorphose. — Overs. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 1899. N:o 4. S. 273—291. Taf. IV.

1899 b. — Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insecten. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XII. S. 385—402. Taf. XX.

1905. — Laerebog i Zoologien. Tredie forögede Udgave. Köbenhavn og Kristiania.

1901. BÖRNER, C., Zur äusseren Morphologie von *Koenenia mirabilis* GRASSI. — Zool. Anz. Bd. XXIV. N:o 652. S. 537—556.

1902 a. — Arachnologische Studien. II und III. — Ibid. Bd. XXV. N:o 673/674. S. 433—466.

1902 b. — Arachnologische Studien. IV. Die Genitalorgane der Pedipalpen. — Ibid. Bd. XXVI. N:o 688. S. 81—92.

1902 c. — Arachnologische Studien. V. Die Mundbildung bei den Milben. — Ibid. S. 99—109.

1903. — Über die Beingliederung der Arthropoden. 3. Mitteilung, die Chelicerata, Pantopoden und Crustaceen betreffend. — Sitz. Ber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1903. S. 292—341. Mit 7 Tafeln.

1904. — Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. — Zoologica. Stuttgart (E. Nägele). Bd. XVII. Lief. 5. Heft 42.

1904 a. — Kritisches Referat in Zool. Zentralbl. Bd. XI. S. 511—524.

1854. BOURGUIGNON, H., Traité entomologique et pathologique de la gale de l'homme. — Mém. l'Acad. d. Sciences de l'Inst. imp. de France. Sc. mathém. et phys. T. XII.

1875. BRADY, G. S., A Review of the British Marine Mites, with Descriptions of some new Species. — Proc. Zool. Soc. Lond. 1875. S. 301—311. Pl. XLI—XLII.

1893. BRANDES, Zur Anatomie von *Ixodes*. — Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. LXVI. S. 405—406.

1894. BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. S. 402—432. Taf. XIX—XX.

1895. — Idem. II. — Ibid. Bd. LIX. S. 351—435. Taf. XXI—XXV.

1886. BRUCE, A. T., Observations on the Embryology of Spiders. — Amer. Natur. Vol. XX. S. 825.

1887. — Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. Baltimore.

1898. Brucker, E. A., Sur les pièces buccales des Acariens. — C. R. Acad. Sci. T. CXXVI. S. 1821—1823.

1899. — Observations biologiques sur *Pediculoides ventricosus* Newport. — Miscellanées biologiques dediées au Professeur Alfred Giard à l'occasion du XXV:e Anniversaire de la Fondation de la Station zoologique de Wimereux 1874—1896. Paris. S. 67—72. Taf. VII.

1900. — Monographie de *Pediculoides ventricosus* Newport et theorie des pièces buccales des Acariens. — Bull. scientif. de la France et de la Belg. T. XXXV. S. 355—442. Pl. XVIII—XXI.

1901. — La bouche des *Ixodes*. — Bull. Soc. Ent. France. 1901. S. 142—143.

1869. Buchholz, R., Bemerkungen über die Arten der Gattung *Dermaleichus* Koch. — Nova Acta K. Leop.-Car. Ak. Bd. XXXV. Abh. N:o I. S. 1—56. Taf. I—VII.

1870. Bütschli, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX. S. 519—564. Taf. XXIV—XXVII.

1885. Canestrini, G., Prospetto dell' Acarofauna Italiano. I. Famiglie *Oribatini*, *Gamasini*, *Hoplopini*, *Trombidini*, *Rhyncholophini*. Padova.

1886. — Idem. II. Famiglie *Erythracini*, *Cheyletini*, *Bdellini*, *Eupodini* e *Analgesini*. Padova.

1888. — Idem. III. Famiglie *Tarsonemini* e *Tiroglifini* e appendice agli *Analgesini*. Padova.

1890 a. — Idem. IV. Famiglie *Tetranychini*, *Ixodini*, *Argasini*. Padova.

1890 b. — Ricerche intorno ai Fitoptidi. — Sep.-Abdr. Atti d. Società Ven.-Trent. di Sci. Natur. Vol. XII.

1891. — Abbozzo del sistema acarologico. — Atti Ist. Veneto di scienze, lett. ed arti. Ser. 7. T. II. S. 699—725.

1892. — Prospetto dell' Acarofauna Italiana. V. Intorno alla metamorfosi degli *Ixodini*. Abbozo del sistema acarologico. Famiglia dei *Phytoptini* (*Phytoptidae*). Padova.

1899. Canestrini, R. und Kramer, P., Acarina. *Demodicidae* und *Sarcoptidae*. Das Tierreich. Liefer. 7. Berlin.

1895. Carpenter, G. H., The Development of Spiders' Lungs. — Nat. Science. Lond. Vol. VI. S. 167—168.

1903. — On the Relationships between the Classes of the Arthropoda. — Proc. Roy. Irish Acad. Vol. XXIV. Sect. B. Part. 4. S. 320—360.

1850. Carus, J. V., Ueber die Entwicklung des Spinneneies. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. S. 97—104. Taf. IX.

1853. — System der thierischen Morphologie. Leipzig.

1906. Christophers, S. R., The Anatomy and Histology of Ticks. — Scientif. Mem. by Officers of the Medic. and Sanit. Departm. of the Governm. of India. New Ser. N:o 23. Calcutta. With 6 Plates.

1876. Chun, C., Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. — Abhandl. Senckenb. Naturf. Gesellsch. Bd. X. S. 27—55. Taf. I—IV.

1862. Claparède, E., Recherches sur l'évolution des Araignées. — Natuurk. Verhandel. Prov. Utrechtsch. Genootsch. Kunst. Wetensch. Deel I. Stuk 1. Utrecht.

1869. — Studien an Acariden. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. S. 445—546. Taf. XXX—XL.

1876. Claus, C., Untersuchungen zur Erforschung der geneologischen Grundlagen des Crustaceen-Systems. Ein Beitrag zur Descendenzlehre. Wien.

1885. — Das von Herrn Cand. Willibad Winkler aufgefundene Herz bei Gamasiden und die Bedeutung dieser Beobachtung für die phylogenetische Beurtheilung der Acariden und Arachnoiden, sowie die Eintheilung der Arthropoden. — Anzeiger d. Kais. Akad. Wiss. Wien. Jahrg. XXII. N:o XXVII. S. 250—253.

1887. — On the Relations of the Groups of Arthropoda. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 5. Vol. XIX. S. 396.

1899. Cook, O. F., *Hubbardia*, a new Genus of Pedipalpi. — Proc. Ent. Soc. Washington. Vol. IV. S. 249—261. Pl. III.

1878 a. Croneberg, A., Ueber den Bau von *Eylais extendens* nebst Bemerkungen über verwandte Formen. — Nachr. der Gesellsch. d. Freunde der Naturk. in Moskau. Bd. XXIX. Lief. 2. (Russisch).

1878 b. — Ueber den Bau der Hydrachniden. — Zool. Anz. Jahrg. I. N:o 14. S. 316—319.

1879. — Über den Bau von *Trombidium*. — Bull. Soc. Imp. d. Natural. de Moscou. 1879. S. 234—252. Taf. V.

1880. — Ueber die Mundtheile der Arachniden. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XLVI. Bd. 1. S. 285—300. Taf. XIV—XVI.

1888. — Beitrag zur Kenntniss des Baues der Pseudoscorpione. — Bull. Soc. Imp. d. Natural. de Moscou. Nouv. Sér. T. II. S. 416—461. Taf. X, XI, XI a.

1879. Csokor, J., Ueber Haarsackmilben und eine neue Varietät derselben bei Schweinen, *Demodex phylloides*. — Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd. XXIX. S. 419—450. Taf. VIII.

*1892. Curtice, C., Cattle tick (*Boophilus bovis* Riley sp.) Biology. — Bull. N:o 24. Texas Agric. Exp. Sta. S. 237—252. Pl. I—II.

1909. **Deegener, P.**, Die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin.

1778. De Geer, C., Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. VII. Stockholm.

1862. Delafond, O. & Bourguignon, H., Traité pratique d'Entomologie et de Pathologie comparées de la Psore ou gale de l'homme et des animaux domestiques. — Mém. l'Acad. Sci. de l'Inst. de France. T. XVI. S. 277—922. Pl. I—VII.

1904. Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus. Jena.

1867. Dohrn, A., Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus*. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. S. 221—278. Taf. XIV—XV.

1906. Dönitz, W., Über afrikanische Zecken. — Sitz. Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1906. N:o 5. S. 143—147.

1907. — Die wirtschaftlich wichtigen Zecken mit besonderer Berücksichtigung Afrikas. Leipzig.

1875. Donnadieu, A. L., Recherches pour servir a l'histoire des Tetranyques. Lyon et Paris.

1834 a. Dugès, A., Recherches sur l'ordre des Acariens en général et la famille des Trombidiés en particulier. — Ann. Sci. Nat. Sér. 2. Zool. T. I. S. 5—46. Pl. I.

1834 b. Dugès, A., Deuxième Mémoire sur l'ordre des Acariens. Remarques sur la famille des Hydracnés. — Ibid. S. 144—174. Pl. X—XI.

1834 c. — Recherches sur l'ordre des Acariens. Troisième Mémoire. — Ibid. T. II. S. 18—63. Pl. VII—VIII.

1845. Dujardin, F., Premier mémoire sur les Acariens et en particulier sur l'appareil respiratoire et sur les organes de la manducation chez plusieurs de ces animaux. — Ann. Sci. Nat. Sér. 3. Zool. T. III. S. 5—21.

1849 a. — Mémoire sur les Acariens sans bouche dont on a fait le genre *Hypopus*, et qui sont le premier âge des Gamases. — Ibid. T. XII. S. 243—250.

1849 b. — Addition au mémoire sur les *Hypopus*. — Ibid. S. 259—266.

1905. Dutton, J. E & Todd, J. L., The nature of Tick Fever in the Eastern part of the Congo Free State, with notes on the Distribution and Bionomics of the Tick. — Brit. Med. Journ. 1905. II. S. 1259—1260.

1873. Ehlers, E., Die Krätzmilben der Vögel. Ein Beitrag zur Kenntniss der Sarcoptiden. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. S. 228—253. Taf. XII—XIII.

1846. Eichstedt, C., Ueber die Krätzmilben des Menschen, ihre Entwicklung und ihr Verhältniss zur Krätze. — Froriep's Neue Notizen. Bd. XXXVIII. N:o 7. S. 105—110. Bd. XXXIX. N:o 17. S. 265—270.

1872. Emerton, J. H., Observations on the Development of *Pholcus*. — Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XIV. 1870—1871. S. 393—395. Pl. II.

1903. Favard, R. V. E. M., Du *Demodex Folliculorum*. Inaug.-Diss. Limoges.

1891 a. Faussek, V., Zur Embryologie von *Phalangium*. — Zool. Anz. Jahrg. XIV. N:o 353. S. 3—5.

1891 b. — Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (*Phalangidae*). — Trav. Soc. Imp. Natural. Pétersb. Sect. Zool. Bd. XXII. Livr. 2. S. 1—111. Taf. I—II. (Russisch).

1892. — Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. — Biol. Cbl. Bd. XII. N:o 1. S. 1—8.

1890. Fernald, H. T, The Relationships of Arthropods. — Studies Biol. Lab. Hopk. Univ. Vol. IV. S. 431—513. Pl. XLVIII—L.

1864. Flach, Über Pflanzenmilben und die Mundtheile der Milben. — Sitz. Ber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Jahrg. XXI. S. 11—18.

1900. Foà, Anna, Esistono il polimorfismo e la partenogenesi nei Gamasidi? — Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XXXII. S. 121—149.

1868. Frauenfeld, G. von, Zoologische Miscellen. XV. — Verhandl. d. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XVIII. S. 885—902.

1901. Fuller, C., First Report of the Government Entomologist. 1899—1900. Pietermaritzburg, Natal.

1867. Fumouze, A. & Robin, Ch., Mémoire anatomique et zoologique sur les Acariens des genres *Cheyletus*, *Glyciphagus* et *Tyroglyphus*. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. IV. S. 505—528, 561—601. Pl. XXII—XXV.

1868. — Recherches zoologiques et anatomiques sur les Glyciphages a poils palmés ou plumeux. — Ibid. T. V. S. 66—92. Pl. VII—XI.

1861. Fürstenberg, M. H. F., Die Krätzmilben der Menschen und Tiere. Leipzig.

*1832. Gachet, H., Observations pour servir à l'histoire de quelques espèces du genre Acarus de Linné. — Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux. T. V. S. 306—309.

*1877. GEBER, E., Börlobok eddig nem ismert atkafaj áltat okozva. — Orvosi Hetilap. Jahrg. XXI. S. 737—742.

*1879. — Entzündliche Processe der Haut, durch eine bis jetzt nicht bestimmte Milbe verursacht. — Wiener mediz. Presse. Jahrg. XX. S. 1361—1365, 1395—1397, 1428—1429.

1878. GEGENBAUER, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig.

1857. GERLACH, A. C., Krätze und Räude. Entomologisch und klinisch bearbeitet. Berlin. Mit 8 Taf.

1844. GERVAIS, P., „Acarides" in Histoire naturelle des Insectes. Aptères. Par M. le Baron WALCKENAER. T. III. S. 132—288. Paris.

1898. GIARD, A., Transformation et métamorphose. — C. R. Soc. Biol. T. L. S. 956—958.

1888. GIROD, P., Recherches anatomiques sur les Hydrachnides parasites de l'Anodonte et de l'Unio, *Atax ypsilophorus* et *Atax bonzi.* — Bull. Soc. Zool. France. Vol. XIII. S. 107—110.

1902. GOUGH, L. H., The Development of *Admetus pumilio,* KOCH; a Contribution to the Embryology of the Pedipalpi. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XLV. S. 595—630. Pl. XXXII—XXXIII.

1886. GRASSI, B., I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria V. Intorno ad un nuovo Aracnide artrogastro (*Koenenia mirabilis*) rappresentante di un nuovo ordine (*Microthelyphonida*). — Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XVIII. S. 153—172. Taf. IX—X.

*1855. GUDDEN, Beiträge zu den durch Parasiten bedingten Hautkrankheiten. — Arch. f. phys. Heilk.

1861. — Beitrag zur Lehre von der Scabies. — Würzb. medic. Zeitschr. Bd. II. S. 301—319. Taf. III—V.

*1863. — Idem. Zweite vermehrte Auflage. Würzburg.

1885. GULLAND, G. L. & LANKESTER, E. R., Evidence in favour of the View that the Coxal Gland of *Limulus* and of other Arachnida is a modified Nephridium. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXV. S. 511—520.

1880. **H**AASE, E., Schlesiens Chilopoden. I. Chilopoda anamorpha. Inaug.-Diss. Breslau.

1866. HAECKEL, E., Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.

1896. — Systematische Phylogenie. Theil II. Berlin.

1902. HALLER, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Lief. Jena.

1877. HALLER, G., Revision der Gattung *Analges* sive *Dermaleichus* KOCH. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. S. 50—80. Taf. III.

1878. — Weitere Beiträge zur Kenntniss der Dermaleichen KOCH's. — Ibid. S. 511—562. Taf. XXXIII—XXXV.

1880 a. — Die Milben als Parasiten der Wirbellosen, insbesondere der Arthropoden. Halle.

1880 b. — Miscellanea acarinologica. — Mitth. d. Schweiz. Entom. Ges. Bd. V. N:o 9. 1879. S. 502—508.

1880 c. — Zur Kenntniss der Tyroglyphen und Verwandten. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. S. 255—295. Taf. IX—XI.

1880 d. — Acarinologisches. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XLVI. Bd. 1. S. 355—374. Taf. XVII.

1881 a. — Die Mundtheile und systematische Stellung der Milben. — Zool. Anz. Jahrg. IV. N:o 88. S. 380—386.

1881 c. HALLER, G., Ueber die Larvenformen der Milben. — Mitth. d. Naturf. Gesellsch. in Bern aus dem Jahre 1880. S. 20—21.

1881 d. — Über den Bau der vögelbewohnenden Sarcoptiden (*Dermaleichidae*). — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. S. 365—388. Taf. XXIV—XXV.

1881 e. — Entomologische Notizen. — Mitth. d. Schweiz. Entom. Gesellsch. Vol. VI. H. 4. S. 147—154.

1882 a. — Zur Kenntniss der Sinnesborsten der Hydrachniden. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XLVIII. Bd. 1. S. 32—46. Taf. IV.

1882 b. — Die Arten und Gattungen der schweizer. Hydrachniden-fauna. — Mitth. d. Naturf. Gesellsch. in Bern aus dem Jahre 1881. II. Heft. N:o 1018—1029. S. 18—83. Taf. I—IV.

1882 c. — Beitrag zur Kenntniss der Milbenfauna Württembergs. — Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. Bd. XXXVIII. S. 293—325. Taf. V.

1893. HANSEN, H. J., Organs and Characters in different Orders of Arachnids. — Entomol. Meddel. udg. af Entomol. Foren. Bd. IV. S. 137—251. Taf. II—V.

1902. — On six Species of *Koenenia*, with Remarks on the Order *Palpigradi*. — Entomol. Tidskr. Jahrg. XXII. 1901. S. 193—240. Pl. II—IV.

1898. HANSEN, H. J. & SÖRENSEN, W., The Order *Palpigradi* THOR. (*Koenenia mirabilis* GRASSI) and its Relationship to the other Arachnida. — Ibid. XVIII. 1897. S. 223—240. Pl. IV.

1905. — — The Tartarides, a Tribe of the Order Pedipalpi. — Arkiv f. Zoologi. Bd. II. N:o 8. Pl. I—VII.

1901. HANSTEIN, R. VON, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Tetranychus* DUF. Nebst Bemerkungen über *Leptus autumnalis* SHAW. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. S. 58—108. Taf. VI.

1877. HATSCHEK, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. (N. F. IV). S. 115—148. Taf. VII—IX.

1907. HEALD, F. D., The Bud-rot of Carnations. — Bull. Agric. Experim. Sta., Univ. of Nebr., Vol. XX. Art. IV. (N:o 103). S. 3—17. Pl. I—VI.

1858. HELLER, C., Zur Anatomie von *Argas persicus*. — Sitz. Ber. k. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. XXX. S. 297—326. Taf. I—IV.

1882. HENKING, H., Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* HERM. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. S. 553—663. Taf. XXXIV—XXXVI.

1887. — Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. — Ibid. Bd. XLV. S. 86—175. Taf. VII—X.

1900. HENNINGS, C., Die Mikrotom-Technik des Chitins. — Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XVII. S. 311—313.

1907. HERTWIG, R., Lehrbuch der Zoologie. Achte umgearb. Aufl. Jena.

1901. HEYMONS, R., Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. — Zoologica. Bd. XIII. Heft 33.

1904. — Die flügelförmigen Organe (Lateralorgane) der Solifugen und ihre Bedeutung. — Sitz. Ber. d. K. Preuss. Akad. Wiss. 1904. S. 282—294.

1905. — Ueber die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Solifugen. — C. R. du 6:e Congrès internat. de Zoologie. Session de Berne 1904. S. 429—436.

1906. — Über die ersten Jugendformen von *Machilis alternata* SILV. Ein Beitrag zur Beurteilung der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. — Sitz. Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. 1906. S. 253—259.

1907. HEYMONS, R., Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. — Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I. H. 1. S. 137—188.

1908. HODGKISS, H. E., Notes on the Grass mite, *Pediculopsis graminum* REUTER. — Journ. of Econom. Entom. Vol. I. S. 375—377.

1906. HOLMGREN, N., Studien über südamerikanische Termiten. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXIII. S. 521—676.

1908. HOOKER, W. A., Life history, habits and methods of study of the *Ixodoidea.* — Journ. of Econom. Entom. Vol. I. S. 34—51.

1907. HUNTER, W. D. & HOOKER, W A., Information concerning the North American Fever Tick, with notes on other species. — U. S. Departm. of Agric., Bureau of Entom., Bull. N:o 72. Washington.

1876. HUTTON, F. W., On *Peripatus novae-zealandiae.* — Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 4. Vol. XIII. S. 361—369. Pl. XVII.

1898. JANET, CH., Anatomie du corselet de la *Myrmica rubra* reine. Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. 19:me note. Mém. Soc. Zool. France. T. XI. S. 393—450. Pl. VI.

1891. JAWOROWSKI, A. VON, Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insecten. Zool. Anz. Jahrg. XIV. N:o 363. S. 164—169. N:o 364. S. 173—176.

1892. — Über die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentierung bei *Trochosa singoriensis.* — Ibid. Vol. XV. S. 197—203.

1894. — Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei *Trochosa singoriensis* LAXM., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. S. 54—78. Taf. III.

1896. — Die Entwickelung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* LAXM. mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten. — Jenaische Zeitschr f. Naturw. Bd. XXX. (N. F. XXIII). S. 39—74. Taf. III—IV.

1895. JENSEN, A. S., En Tyroglyphide i Hesteiglens Aegkapsel. — Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjöbenhavn. 1895. S. 72—104. Taf. I—II.

1908. — En Mideplage i vore Boliger. Köbenhavn.

1897. JOURDAIN, S., Sur l'accouplement pseudo-larvaire de quelques Sarcoptides plumicoles. — C. R. Acad. Sci. Paris. T. CXXIV. S. 209—210.

1901. — Pièces buccales des Ixodidés. — Bull. Soc. Ent. France. 1901. S. 142.

1886. KARPELLES, L., Eine interessante neue Milbe (*Tarsonemus intectus* n. sp.). — Math. u. Naturw. Ber. Ungarn. Bd. IV. S. 45—61. Taf. I.

1894. — Zur Anatomie von *Bdella arenaria* (KRAMER). — Verh. k. k. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XLIII. Jahrg. 1893. S. 421—430. Taf. V—VI.

1892. KARSCH, F., Ueber *Cryptostemma* GUÉR. als einzigen recenten Ausläufer der fossilen Arachnoiden-Ordnung der *Meridogastra* THOR. — Berl. Ent. Zeitschr. Bd. XXXVII. S. 25—32. Taf. IV.

1891. KENNEL, J. VON, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. — Schriften Naturf.-Gesellsch. Dorpat. VI.

*1872. KERSEY, Notes on *Ixodes Dugesii.* — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. T. XII. S. 318—320.

1908. King, H. H., Report on Economic Entomology. — Third Report of the Wellcome Research Laboratories at the Gordon Memorial College Khartoum. London. S. 201—248.

1885. Kingsley, J. S., Notes on the Embryology of *Limulus*. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXV. S. 521—576. Pl. XXXVII—XXXIX.

1893. — The Embryology of *Limulus*. Part II. — Journ. of Morph. Vol. VIII. N:o 2. S. 195—268. Pl. X—XIII.

1894. — The Classification of the Arthropoda. — Tufts College Studies. N:o I. S. 15—48.

1890. Kishinouye, K., On the Development of Araneina. — Journ. Coll. Science, Imp. Univ. Japan. Vol. IV. S. 55—88. Pl. XI—XVI.

1894. — Note on the Coelomic Cavity of the Spider. — Ibid. Vol. VI. S. 287—296. Pl. X.

1848. Kittary, M., Anatomische Untersuchung der gemeinen (*Galeodes aranoides*) und der furchtlosen (*Galeodes intrepida*) Solpuga. — Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. T. XXI. N:o IV. S. 307—371. Pl. VI—VIII.

1905. Korff, G., Über das Auftreten schädlicher Getreidemilben in Bayern im Sommer 1905. — Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz. Jahrg. III. S. 109—113, 122—126.

1892. Korschelt, E. & Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena.

1902. — — Idem. Allgemeiner Theil. Erste Lief. Jena.

1903. Kossel, H., Weber, A., Schütz und Miessner, Über die Hämoglobinurie der Rinder in Deutschland. — Arb. aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. XX. H. 1. S. 1—77. Taf. I—III.

1876 a. Kramer, P., Beiträge zur Naturgeschichte der Milben. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XLII. Bd. 1. S. 28—45. Taf. III.

1876 b. — Zur Naturgeschichte einiger Gattungen aus der Familie der Gamasiden. Ibid. S. 46—105. Taf. IV—V.

1876 c. — Ueber *Dendroptus*, ein neues Milbengeschlecht. — Ibid. S. 197—208. Taf. VIII. Figg. 9—11.

1877 a. — Nachträgliche Bemerkung über Milben. — Ibid. Jahrg. XLIII. Bd. 1. S. 55—56.

1877 b. — Grundzüge zur Systematik der Milben. — Ibid. S. 215—247.

1877 c. — Zwei parasitische Milben des Maulwurfs. — Ibid. S. 248—259. Taf. XVI.

1880. — Ueber die postembryonale Entwicklung bei der Milbengattung *Glyciphagus*. — Ibid. Jahrg. XLVI. Bd. 1. S. 102—110. Taf. VII.

1881 a. — Ueber Milben. — Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 3. Folge. Bd. VI (LIV). S. 417—452. Taf. III—IV.

1881 b. — Ueber die Prinzipien der Classification bei den Gamasiden. — Ibid. S. 638—642.

1882 a. — Ueber die Segmentirung bei den Milben. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XLVIII. Bd. 1. S. 178—182.

1882 b. — Ueber *Tyroglyphus carpio*, eine neue Art der Gattung *Tyroglyphus* Latr. — Ibid. S. 183—186. Taf. XIII. Figg. 5—10.

1882 c. — Ueber Gamasiden. — Ibid. S. 374—434. Taf. XIX—XX.

1885. — Ueber *Halarachne Halichoeri*, Allm. — Zeitschr. f. Naturw. Bd. LVIII. S. 46—74. Taf. III.

1891. KRAMER, P., Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. — Arch. f. Naturg. Jahrg. LVII. Bd. 1. S. 1—14.

1893. — Über die verschiedenen Typen der sechsfüssigen Larven bei den Süsswassermilben. — Ibid. Jahrg. LIX. Bd. 1. S. 1—24. Taf. I.

1896. — Über eine neue Pelzmilbe des Bibers (*Haptosoma truncatum* nov. gen. nov. sp.). — Zool. Anz. Bd. XIX. N:o 499. S. 134—136.

1899. — Siehe CANESTRINI, R. und KRAMER, P. 1899.

1855. KÜCHENMEISTER, FR., Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten. I. Abth. Die thierischen Parasiten. Leipzig.

1884. LABOULBÈNE, A., Sur les différences sexuelles du *Coroebus bifasciatus* et sur les prétendus oeufs de cet insecte coléoptère, nuisible au Chêne vert. — C. R. Acad. Sci. T. XCVIII. S. 539—541.

1885. LABOULBÈNE, A. & MÉGNIN, P., Mémoire sur le *Sphaerogyna ventricosa* (NEWPORT). — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XXI. S. 1—18. Pl. I.

1899. LAMEERE, A., La raison d'être des métamorphoses chez les insectes. — Ann. Soc. Ent. Belg. T. XLIII. S. 619—636.

1902. LAMY, E., Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées. — Ann. Sci. Nat. Sér. 8. Zool. T. XV. S. 149—280. Pl. V—VIII.

1864. LANDOIS, H., Eine Milbe [*Phytoptus vitis* mihi] als Ursache des Trauben-Misswachses. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. S. 353—364. Taf. XXX—XXXII.

1888. LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Abth. Jena.

1881. LANKESTER, E. RAY, *Limulus* an Arachnid. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXI. S. 504—548, 609—649. Pl. XXVIII—XXIX.

1882. — On the Coxal Glands of *Scorpio* hitherto undescribed and corresponding to the Brick-red Glands of *Limulus*. — Proc. Roy. Soc. Lond. Vol. XXXIV N:o 221. S. 95—101.

1884. — On the Skeleto-trophic Tissues and Coxal Glands of *Limulus*, *Scorpio*, and *Mygale*. — Quart. Journ Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXIV. S. 129—162. Pl. VI—XI.

1885. — A New Hypothesis as to the Relationship of the Lung-book of *Scorpio* to the Gill-book of *Limulus*. — Ibid. Vol. XXV. S. 339—342.

1904 a. — The Structure and Classification of the Arthropoda. — Ibid. Vol. XLVII. S. 523—582. Pl. XLII.

1904 b. — The Structure and Classification of the Arachnida. — Ibid. Vol. XLVIII. S. 165—269.

1885. LANKESTER, E. RAY, BENHAM, W. B. S. and Miss E. J. BECK, On the Muscular and Endoskeletal Systems of *Limulus* and *Scorpio*; with some Notes on the Anatomy and Generic Characters of Scorpions. — Trans. Zool. Soc. Lond. Vol. XI. Part. 10. S. 311—384. Taf. LXXII—LXXX.

1883. LANKESTER, E. RAY and BOURNE, A. G., The minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of *Limulus*. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXIII. S. 177—212. Pl. X—XII.

1885. LANKESTER, E. RAY & GULLAND, G. L., siehe GULLAND & LANKESTER 1885.

1890. LAURIE, M., The Embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*). — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXXI. S. 105—141. Pl. XIII—XVIII.

1892. — On the Development of the Lung-Books in *Scorpio fulvipes*. — Zool. Anz. Jahrg. XV. N:o 386. S. 102—105.

1893. LAURIE, M., The Anatomy and Relations of the *Eurypteridae.* — Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. XXXVII. Part. 2. S. 509—528. With 2 Plates.

1894. — On the Morphology of the *Pedipalpi.* — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XXV. N:o 158. S. 20—48. Pl. III—V.

1892. LEBEDINSKY, J., Die Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium.* — Zool. Anz. Jahrg. XV. N:o 388. S. 131—137.

1886. LENDL, A., Über die morphologische Bedeutung der Gliedmassen bei den Spinnen. — Math. u. Naturw. Ber. Ungarn. Bd. IV. S. 95—100.

1849. LEUCKART, A., Ueber den Bau und die Bedeutung der sog. Lungen bei den Arachniden. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. S. 246—254.

1848. LEYDIG, Fr., Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. — OKEN's Isis. Jahrg. 1848. H. 3. S. 161—193.

1855. — Zum feineren Bau der Arthropoden. — MÜLLER's Archiv. Jahrg. 1855. S. 376—480. Taf. XV—XVIII.

1859. — Ueber Haarsackmilben und Krätzmilben. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XXV. Bd. 1. S. 338—354.

1868. LICHTENSTEIN, J., in Ann. Soc. Ent. France. Sér. 4. Vol. VIII. Séance du 9 Sept. 1868. Bull. S. LXXXVI.

1893. LIGNIÈRES, J., Étude zoologique et anatomique du *Tyroglyphus malus* et de sa nymphe hypopiale. — Mém. Soc. Zool. France. T. VI. S. 5—15.

1885. LINTNER, J. A., Second Report on the Injurious and Other Insects of the State of New York. Albany.

1890. — Sixth Report — — —. Albany.

1895. — Tenth Report — — —. Albany.

1886. LOCY, W. A., Observations on the Development of *Agelena naevia.* — Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XII. N:o 3. S. 63—103. Pl. I—XII.

1888. LOHMANN, H., Die Unterfamilie der *Halacaridae* MURR. und die Meeresmilben der Ostsee. Inaug.-Diss. Jena.

1894. — *Lentungula fusca* nov. spec., eine marine Sarcoptide. — Wissensch. Meeresunters. Biol. Anst. Helgol. Neue Folge. Bd. I. S. 83—90. Taf. IV.

1901. — siehe PIERSIG, R. und LOHMANN, H. 1901.

1886/87. LOMAN, J. C. C., Über die morphologische Bedeutung der sogen. MALPIGHI'schen Gefässe der echten Spinnen. — Tijdschr. d. nederl. Dierk. Vereen. Ser. 2. Bd. I. S. 109—113.

1896. — On the secondary spiracles on the legs of *Opilionidae.* — Zool. Anz. Bd. XIX. N:o 502. S. 221—222.

1903. — Vergleichend anatomische Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. — Zool. Jahrb. Supplem. Bd. VI. Fauna Chilensis. Bd. III. S. 117—200. Taf. X—XIII.

*1899. LOUNSBURY, C. P., Report of the Government Entomologist for the year 1898. — Cape of Good Hope, Departm. of Agric. Cape Town.

1901. — Report — — — for the year 1900. Cape Town.

1902. — Report — — — for the year 1901. Cape Town.

1903. — The Fowl Tick. Studies on its Life Cycle and Habits. — Repr. Cape Agricult. Journal. Cape Town.

1904 a. — Transmission of African Coast Fever. — Repr. Cape Agric. Journ. Cape Town.

1904 b. — Report of the Government Entomologist for the year 1903. Cape Town.

1905. — Report — — — for the Half-Year ended June 30:th, 1904. Cape Town.

1876. Ludwig, H., Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. S. 470—485. Taf. XXIX—XXX.

*1880. **Mac Leod**, J., La structure des trachées et la circulation péri-trachéenne. — Mémoire Concours Universitaire de 1878—9. Bruxelles.

1882. — Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Communic. prélim. — Bull. Acad. Roy. Sci. Belg. Ann. 51. 3:me Sér. T. III. S. 779—792.

1884 a. — Communication préliminaire relative à l'anatomie des Acariens. — Ibid. Ann. 53. 3:me Sér. T. VII. S. 253—259.

1884 b. — Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. — Arch. de Biol. T. V. S. 1—34. Pl. I—II.

1902 Marchal, P., Les *Tarsonemus* des Graminées. Description d'une espèce nouvelle vivant sur l'Avoine. — Bull. Soc. Ent. France. 1902. S. 98—104.

1898. Marlatt, C. L., The Peach Twig-borer (*Anarsia lineatella* Zell.). — U. S. Departm. of Agric., Div. of Entom., Bull. N:o 10. N. Ser. S. 7—20. Washington.

1892. Marx, G., On the Morphology of the Ticks. — Proceed. Entom. Soc. Wash. Vol. II. N:o 3. S. 271—287.

1876. Mayer, P., Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. S. 125—221. Taf. VI und VI a—c.

1897. Mayet, V., La Cochenille des vignes du Chili (*Margarodes vitium* Giard). — Ann. Soc. Ent. France. Année 1896. T. LXV. S. 419—435.

1872 a. Mégnin, P., Mémoire sur un nouvel Acarien psorique du genre Symbiote. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. VIII. S. 337—358. Pl. IX—XII.

*1872 b. — Mémoire sur la gale du cheval, étudiée dans ses trois variétés: sarcoptique, psoroptique et symbiotique; et sur les animalcules qui la produisent. — Recueil d. Méd. vétérin. T. XLIX. S. 251, 414, 500, 600.

1873 a. — Sur la position zoologique et le rôle des Acariens parasites connus sous le noms d'*Hypopus*, *Homopus* et *Trichodactylus*. — C. R. Acad. Sci. T. LXXVII. 2. S. 129—132.

1873 b. — Sur la position zoologique et le rôle des Acariens parasites nommés *Hypopus*. — Deuxième Note. — Ibid. S. 492—493.

1873 c. — Mémoire anatomique et zoologique sur un nouvel Acarien de la famille des Sarcoptides, le *Tyroglyphus rostro-serratus* et sur son hypopus. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T IX. S. 369—388. Pl. X—XII.

1874 a. — Sur les métamorphoses des Acariens de la famille des Sarcoptides et de celles des Gamasides. — C. R. Acad. Sci. T. LXXVIII. S. 1657—1660.

1874 b. — Mémoire sur les *Hypopus* (Dugès) Acariens parasites encore nommés *Homopus*, Koch et *Trichodactylus*, L. Dufour. Détermination de leur position zoologique et de leur role physiologique. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. X. S. 225—254. Pl. VII—X.

*1874 c. — in: Journ. de l'anat. et de la physiol. T. X. S. 323—325.

1876 a. — Mémoire sur l'organisation et la distribution zoologique des Acariens de la famille des Gamasidés. — Ibid. T. XII. S. 288—336. Pl. VII—VIII.

1876 b. — Note sur la faculté qu'ont certains Acariens avec ou sans bouche de vivre sans nourriture pendant des phases entières de leur existence et même pendant tout leur vie. — Ibid. S. 603—606.

1876 c. Mégnin, P., Mémoire sur les métamorphoses des Acariens en général et en particulier sur celles des Trombidions. — Ann. Sci. Nat. Sér. 6. Zool. T. IV. Art. N:o 5. Pl. XI—XII.

1877 a. — Mémoire sur le *Demodex folliculorum*, Owen. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XIII. S. 97—122. Pl. IX.

1877 b. — Monographie de la tribu des Sarcoptides psoriques qui comprend tous les Acariens de la gale de l'homme et des animaux. — Rev. & Mag. de Zool. Sér. 3. T. V. S. 46—213. Pl. IV—VIII, X.

1878. — Mémoire sur les Chéyletides parasites. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XIV. S. 416—441. Pl. XXVIII—XXXI.

1879. — Les Acariens parasites du tissu cellulaire et des réservoires aériens chez les oiseaux. — Ibid. T. XV. S. 123—153. Pl. VII—VIII.

1880 a. — Les parasites et les maladies parasitaires. Paris.

1880 b. — Note sur une nidification particulière d'un Acarien parasite d'oiseaux, le *Cheyletus heteropalpus* Mégn. — Bull. Soc. Ent. France. 1880. S. LXXXIII —LXXXIV.

1883. — Sur le *Cheiletus heteropalpus* Mégnin parasite auxiliaire des oiseaux et sur sa nidification. — Bull. Soc. Zool France. T. VIII. S. 157—160. Pl. VIII.

1884. — Étude sur l'*Ophionyssus natricis* P. Gervais. — Ibid. T. IX. S. 107—113. Pl. II.

1885. — Note sur un Acarien utile (Le *Sphaerogyna ventricosa* Newp.). — Bull. Soc. d'Acclimat. France. Sér. 4. T. II. S. 459—462.

1886. — Nouvelles études anatomiques et physiologiques sur les *Glyciphages*. — C. R. Acad. Sci. T. CIII. S. 1276—1278.

1889. — Observations anatomiques et physiologiques sur les *Glyciphagus cursor* et *spinipes*. — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XXV. S. 106—110.

1892. — Les Acariens parasites. Paris.

1895. — Les Parasites articulés chez l'homme et les animaux utiles (Maladies qu'ils occasionnent). Paris.

1884. Mégnin, P. et Trouessart, E. L., Note sur la Morphologie et sur la Classification des Sarcoptides plumicoles. — Extr. des C. R. Acad. Sci. Paris. T. XCVII. 1883. S. 1319 et 1500, et du Bull. Soc. d'Études Scientif. d'Angers. T. XII. 1883. S. 131. Angers.

1871 a. Metschnikoff, E., Embryologie des Scorpions. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI. S. 204—232. Taf. XIV—XVII.

1871 b. — Entwicklungsgeschichte des *Chelifer*. — Ibid. S. 513—525. Taf. XXXVIII —XXXIX.

1879. Michael, A. D., A Contribution to the knowledge of British *Oribatidae*. — Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. II. S. 225—251. Pl. IX—XI.

1880. — A Further Contribution to the Knowledge of British *Oribatidae*. — Ibid. Vol. III. S. 32—43, 177—201. Pl. III—VI.

1881. Observations on the Life-histories of *Gamasinae*, with a view to assist in more exact Classification. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XV. S. 297 —309. Pl. XXII—XXIII.

1883. — Observations on the Anatomy of the *Oribatidae*. — Journ. Roy. Micr. Soc. Ser. 2. Vol. III. S. 1—25. Pl. I—II.

1884 a. — British *Oribatidae*. I. London.

1884 b. The *Hypopus* Question, or the Life-History of certain *Acarina*. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XVII. S. 371—394. Pl. XV.

1885 a. MICHAEL, A. D., New British *Oribatidae.* — Journ. Roy. Micr. Soc. Ser. 2. Vol. V. S. 385—397. Pl. VII.

1885 b. — Ueber einige Abschnitte in der Entwicklungsgeschichte von *Tegeocranus cepheiformis* (NIC.). — Abhandl. Naturw. Ver. Bremen. Bd. IX. S. 207—213. Taf. VIII.

1885 c. — Notes on the Life-Histories of some of the little-known *Tyroglyphidae.* — Journ. Roy. Micr. Soc. Ser. 2. Vol. V. S. 19—32. Pl. III.

1886 a. — Upon the Life-history of an Acarus one stage whereof is known as *Labidophorus talpae* KRAMER; and upon an unrecorded species of *Disparipes.* — Ibid. Vol. VI. S. 377—390. Pl. XI.

1886 b. — On some undescribed Acari of the genus *Glyciphagus*, found in Moles' Nests. — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XIX. S. 269—284. Pl. XXXIV—XXXV.

1888 a. — British *Oribatidae.* II. London.

1888 b. — Researches into the Life-histories of *Glyciphagus domesticus* and *G. spinipes.* — Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XX. S. 285—298. Pl. XVI.

1889. — Observations on the Special Internal Anatomy of *Uropoda* KRAMER. — Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. XXII. S. 1—15. Pl. I.

1891. — On the Association of Gamasids with Ants. — Proc. Zool. Soc. Lond. 1891. S. 638—653. Pl. XLIX—L.

1892. — On the Variations in the Internal Anatomy of the *Gamasinae*, especially in that of the Genital Organs, and on their Mode of Coition. — Trans. Linn. Soc. Lond. 2. Ser. Zool. Vol. V. S. 281—324. Pl. XXXII—XXXV.

1893. — On a new Genus and Species of Acari found in Cornwall. — Proc. Zool. Soc. Lond. 1893. S. 262—267. Pl. XVIII.

1894 a. — The President's Address: The Progress and Present State of our Knowledge of the Acari. — Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. XXXII. S. 18—33.

1894 b. — Notes on the *Uropodinae.* — Ibid. S. 289—319. Pl. VI—VII.

1895. — A Study of the Internal Anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. — Proc. Zool. Soc. Lond. 1895. S. 174—209. Pl. VII—IX.

1896 a. — The President's Address: Sketches from the Anatomy of the Acarina. — Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. XXXIV. S. 15—26.

1896 b. — The Internal Anatomy of *Bdella.* — Trans. Linn. Soc. Lond. 2. Ser. Zool. Vol. VI. S. 477—528. Pl. XLI—XLIII.

1898. — *Oribatidae.* — Das Tierreich. 3. Lief. Acarina. Berlin.

1901. — British *Tyroglyphidae.* I. London.

1903. — British *Tyroglyphidae.* II. London.

1873. MILNE-EDWARDS, A., Études sur les Xiphosures et les Crustacés de la région mexicaine. — Mission scientif. au Mexique et dans l'Amerique Centrale. Recherches zoologiques. P. V. Paris.

1907. MÖLLERS, B., Experimentelle Studien über die Übertragung des Rückfallfiebers durch Zecken. — Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskr. Bd. LVIII. S. 277—286.

1892. MONIEZ, R., Contribution à l'histoire naturelle du *Tyroglyphus mycophagus.* — Mém. Soc. Zool. France. T. V. S. 584—601.

1895. — Sur l'habitat normal dans les tiges des Céréales d'un Parasite accidentel de l'Homme, le *Pediculoides tritici.* — Rev. Biol. du Nord de la France. Vol. VII. S. 148—152.

1896. MONIEZ, R.. Traité de Parasitologie animale et végétale appliquée à la Médecine. Paris.

1887. MORIN, I., Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. — Biol. Cbl. Bd. VI. N:o 21. S. 658—663.

1888. — Studien über Entwickelung der Spinnen. — Mém. Soc. Natural. de la Nouvelle-Russie (Odessa). T. XIII. P. 2. S. 93—204. 4 Taf. (Russisch).

1874. MOSELEY, N. H., On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. — Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. Vol. CLXIV. P. II. S. 757—782. Pl. LXXII—LXXV.

1903. MOTAS, Sur le role des Tiques dans le développement de la Piroplasmose ovine (Carceag). — C. R. Soc. Biol. T. LV. S. 501—504.

1864. MÜLLER, FRITZ, Für Darwin. Leipzig.

1905. MÜLLER, J., *Pediculoides Avenae* n. sp., noch eine Milbenkrankheit des Hafers. — Zeitschr. f. Pflanzenkr. Bd. XV. S. 23—29. Taf. I—II.

1877. MURRAY, A., Economic Entomology. Aptera. London.

1884. NALEPA, A., Die Anatomie der Tyroglyphen. I. Abtheilung. — Sitz. Ber. k. Akad. Wiss. Math.-naturw. Cl. Bd. XC. Abth. I. S. 197—228. Taf. I—II.

1885. — Idem. II. Abth. — Ibid. Bd. XCII. Abth. I. S. 116—167. Taf. I—III.

1887. — Die Anatomie der Phytopten. — Ibid. Bd. XCVI. Abth. I. S. 115—165. Taf. I—II.

1889. — Beiträge zur Systematik der Phytopten. — Ibid. XCVIII. Abth. I. S. 112—156. Taf. I—IX.

1892. — *Tegonotus*, ein neues Phytoptiden-Genus. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. VI. S. 327—337. Taf. XIII.

1894 a. — Die Naturgeschichte der Gallmilben. Wien.

1894 b. — Beiträge zur Kenntniss der Phyllocoptiden. — Nova Acta K. Leop.-Carol. D. Akad. Naturf. Bd. LXI. N:o 4. S. 289—324. Taf. IX—XIV.

1898 a. — *Eriophyidae* (*Phytoptidae*). — Das Tierreich. Lief. 4. Acarina. Berlin.

1898 b. — Zur Kenntniss der Gattung *Trimerus* NAL. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XI. S. 405—411. Taf. 24.

1880 a. NEUMAN, C. J., Sur le développement des Hydrachnides (Araignées aquatiques). — Entomolog. Tidskr. (Stockholm). Bd. I. S. 169.

1880 b. — Om Sveriges Hydrachnider. — Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. XVII. N:o 3.

1896/1901. NEUMANN, G., Révision de la famille des Ixodidés. — Mém. Soc. Zool. France. T. IX. S. 1—44; T. X. S. 324—420; T. XII. S. 107—294; T. XIV. S. 249—372.

*1908. — Notes sur les Ixodidés. VI. — Arch. d. Parasitol. Bd. XII. S. 1—27.

1850. NEWPORT, G., Further Observations on the Habits of *Monodontomerus*, with some Account of a new Acarus, *Heteropus ventricosus*, a Parasite in the nests of *Anthophora retusa*. — Proc. Linn. Soc. Lond. Vol. II. S. 70—71.

1853. — Titel, wie oben. — Trans. Linn. Soc. Lond. Vol. XXI. P. II. N:o XI. S. 95—102. Pl. X. Figg. 1—10.

1905. NEWSTEAD, R., On the pathogenic Ticks concerned in the Distribution of Disease in Man, with special reference to the differential characters in *Ornithodoros moubata*. — Brit. Med. Journ. 1905. II. S. 1695—1697.

1854. NICOLET, H., Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. — Archives du Museum. T. VII. S. 381—482. Pl. XXIV—XXXIII.

1837. Nitzsch, C. L., Ueber die Fortpflanzung des *Pteroptus Vespertilionis* Dufour. — Arch. f. Naturg. Jahrg. III. Bd. 1. S. 327—330. Taf. VIII. Figg. 1—3.

1898. Nordenskiöld, E., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. — Acta Soc. Scient. Fenn. T. XXIV. N:o 5. Taf. I—II.

1899. — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von *Norneria gigas* R. Can. — Ibid. T. XXVI. N:o 6.

1905. — Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. — Zool. Anz. Bd. XXVIII. N:o 13. S. 478—485.

1906. — Titel, wie oben. — Ibid. Bd. XXX. N:o 5. S. 118—125.

1908. — Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XXV. S. 637—674. Taf. XXVI—XXVIII.

*1880. Nörner, C., Einiges über die Sarcoptiden beim Geflügel, insbesondere über *Dermatoryctes mutans*. — Monatsschr. d. Deutsch. Ver. zum Schutze d. Vogelwelt. Bd. V. S. 107.

1882 a. — *Syringophilus bipectinatus*. Sep.-Abdr. Vierteljahrschr. f. Veterinärk. Bd. LVII. Taf. II—III.

1882 b. — *Analges minor*, eine neue Milbe im Innern der Federspulen der Hühner. — Verh. k. k. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XXXII. S. 385—410. Taf. XIX—XX.

1883. — Beitrag zur Kenntniss der Milbenfamilie der Dermaleichiden. — Ibid. Bd. XXXIII. S. 89—106. Taf. I—II.

1908. Nuttall, G. H. F., Cooper, W. F. and Robinson, L. E., The Structure and Biology of *Haemaphysalis punctata*, Canestrini and Fanzago. I. — Parasitology. Vol. I. N:o 2. S. 152—181. Pl. XII—XVI.

1908. Nuttall, G. H. F. and Warburton, C., Ticks. A Monograph of the *Ixodoidea*. Part I. The Argasidae. Cambridge.

1885. Oudemans, A. C., Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Classification der sogenannten Arthropoden. — Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Ser. 2. Bd. I. S. 37—56.

1896 a. — List of Dutch Acari Latr. First Part: *Oribatei* Dug. with synonymical notes and other remarks. — Tijdschr. v. Entom. Bd. XXXIX. S. 53—65.

1896 b. — Notes on Acari. — Ibid. S. 175—187 Pl. X.

1901. — Notes on Acari. Third Series. — Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Ser. 2. Vol. VII. S. 50—88. Pl. I—III.

1902 a. — Über eine sonderbare Art von Überwinterung einer Milbe. — Zool. Anz. Bd. XXV. N:o 666. S. 218—219.

1902 b. — Notes on Acari. Fourth Series. — Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Ser. 2. Vol. VII. S. 276—310. Pl. VIII—X.

1902 c. — Classificatie der Acari. — Tijdschr. v. Entom. Bd. XLV. S. 55—64.

1902 d. — New List of Dutch Acari. Second Part. With remarks on known and descriptions of a new subfamily, new genera and species. — Ibid. S. 1—52. Pl. I—VI.

1903 a. — Notes on Acari. Fifth Series. — Ibid. S. 123—150. Pl. X—XII.

1903 b. — Notes on Acari. Sixth Series. — Ibid. Bd. XLVI. S. 1—24. Pl. I—III.

1904. — Notes on Acari. Eleventh Series. — Ibid. S. 93—134. Pl. XI—XIII.

1905. — Acarologische Aanteekeningen. XX. — Entomol. Ber. uitg. d. Nederl. Entom. Vereen. Deel II. N:o 26. S. 15—23.

1906 a. Oudemans, A. C., Das Tracheensystem der *Labidostomidae* und eine neue Klassifikation der Acari. — Zool. Anz. Bd. XXIX. N:o 20. S. 633—637.

1906 b. — Bemerkung. — Ibid. S. 656.

1906 c. — Über Genitaltracheen bei Chernethiden und Acari. — Ibid. Bd. XXX. N:o 5. S. 135—140.

1906 d. — Notes on Acari. XVI:th Series. (*Parasitidae, Bdellidae, Acaridae*). — Tijdschr. v. Entom. Bd. XLIX. S. 237—270. Pl. IX—XII.

1906 e. — Acarologische Aanteekeningen. XXI. — Entomol. Ber. uitg. d. Neederl. Entom. Vereen. Deel II. N:o 27. S. 37—43.

1906 f. — Nieuwe classificatie der Acari. — Ibid. S. 43—46.

1906 g. — Acarologische Aanteekeningen. XXIII. — Ibid. N:o 29. S. 81—88.

1906 h. — Acarologische Aanteekeningen. XXIV. — Ibid. N:o 30. S. 96—101.

1906 i. — Révision des Chélétinés. — Mém. Soc. Zool. France. T. XIX. S. 36—218.

1908 a. — Notes on Acari. XV:th Series. — Tijdschr. v. Entom. Bd. LI. S. 28—88.

1908 b. — Notizen über Acari. XVII. Reihe. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXVI. S. 567—590. Taf. XXXIII.

1870. Packard, A. S., Guide to the Study of Insects. Sec. Ed. Salem.

1898. — A Textbook of Entomology. New York.

1903. — Hints on the Classification of the Arthropoda; the Group a polyphyletic one. — Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. XLII. N:o 173. S. 142—161.

1860. Pagenstecher, H. A., Beiträge zur Anatomie der Milben. I. *Trombidium holosericeum. Trombidium tinctorium.* Leipzig.

1861 a. — Idem. II. *Ixodes ricinus.* Leipzig.

1861 b. — Einiges zur Anatomie von *Tyroglyphus siro.* — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. S. 120—124. Taf. XIII.

1861 c. — Zur Anatomie von *Argas reflexus.* — Ibid. S. 142—155. Taf. XVI.

1877. Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors.

1903. Pappenheim, P., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns uud der Augen. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV. S. 109—154. Taf. VII—VIII.

1895. Parona, C., Acari parassiti dell' Eterocefalo. — Ann. Mus. Civico di Storia Natur. Genova. Ser. 2. Vol. XV. S. 541—547.

1897. Parker, T. J. and Haswell, W. A., A Text-book of Zoology. Vol. I. London.

1901. Pereyaslawzewa, Sophie, Développement embryonnaire des Phrynes. — Ann. Sci. Nat. Zool. Sér. 8. T. XIII. S. 117—304. Pl. II—IX.

1907. — Contributions à l'histoire du développement du Scorpion (*Androctonus ornatus*). — Ibid. Sér. 9. T. VI. S. 151—214. Pl. IV—XVI.

1906. Peyerimhoff, P. de, Sur l'existence à Majorque du genre *Kaenenia.* — Bull. Soc. Ent. France. 1906. N:o 20. S. 300—302.

1897/1900. Piersig, R., Deutschlands Hydrachniden. — Zoologica. Bd. IX. H. 22. Stuttgart.

1901. Piersig, R. und Lohmann, H., *Hydrachnidae* und *Halacaridae.* Das Tierreich. Lief. 13. Acarina. Berlin.

1887. Plateau, F., De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. — Arch. de Biol. T. VII. S. 331—348.

1893 a. Pocock, R. I., On some Points in the Morphology of the Arachnida (s. s.), with Notes on the Classification of the Group. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. XI. S. 1—19. Pl. I—II.

1893 b. Pocock, R. I., On the Classification of the Tracheate Arthropoda. — Zool. Anz. Jahrg. XVI. N:o 423. S. 271—274.

1901. — The Scottish Silurian Scorpion. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XLIV. S. 291—311. Pl. XIX.

1899. Pokrowsky, S., Noch ein Paar Kopfhöcker bei den Spinnenembryonen. — Zool. Anz. Bd. XXII. N:o 590. S. 272—273.

*1898. Pollock, H. M., The Anatomy of *Hydrachna inermis*. (Diss.). Leipzig.

1906. Poppe, S. A., Nachtrag zur Milben-Fauna der Umgegend Bremens. — Abhandl. Nat. Ver. Bremen. Bd. XIX. S. 47—67. Taf. II.

1895. Purcell, F., Note on the Development of the Lungs, Entapophyses, Tracheae and Genital Ducts in Spiders. — Zool. Anz. Jahrg. XVIII. N:o 486. S. 396—400.

1906. Rainbow, W. J., A Synopsis of Australian Acarina. — Rec., Austral. Museum. Vol. VI. N:o 3. S. 145—193.

1901. Reh, L., Über die postembryonale Entwicklung der Schildläuse und Insekten-Metamorphose. — Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. VI. S. 51—54, 65—68, 85—89.

1907. — in Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Lief. 14 (Bd. III, Bog. 6—10). Berlin.

1900 a. Reuter, E., Über die Weissährigkeit der Wiesengräser in Finland. Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Ursachen. — Acta Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. Vol. XIX. N:o 1. Mit 2 Tafeln.

1900 b. — Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande i Finland år 1899. — Landtbruksstyr. Meddel. N:o XXXII. Helsingfors.

1901. — Berättelse — — år 1900. — Ibid. N:o XXXV. Helsingfors.

1902. — Berättelse — — år 1901. — Ibid. N:o XXXIX. Helsingfors.

1903 a. — Bidrag till en statistisk utredning angående orsakerna till „hvitax" på ängsgräsen i Finland. — Entomol. Tidskr. (Stockholm). Jahrg. XXIV. S. 113—125.

1903 b. — Beiträge zu einer statistischen Untersuchung über die Ursachen der Weissährigkeit an den Wiesengräsern in Finland. — Compt. rend. Congr. Natural. et Médec. du Nord tenu à Helsingfors du 7 au 12 juillet 1902. VI. N:o 19. S. 20—26. Helsingfors.

1903 c. — Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande i Finland år 1902. — Landtbruksstyr. Meddel. N:o XLV. Helsingfors.

1903 d. — Weissährigkeit der Getreidearten. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. XII. S. 324—338.

1904. — Die hypopiale Nymphe von *Falculifer rostratus* (Buchh.) als Endoparasit der Taube. — Meddel. Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. H. 30. S. 91—96.

1905. — Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande i Finland år 1904. — Landtbruksstyr. Meddel. N:o L. Helsingfors.

1905 a. — Eine schädliche, neue *Uropoda*-Art. — Acta Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. Vol. 27. N:o 5. Mit einer Tafel.

1906. — Zwei neue *Tarsonemus*-Arten. — Meddel. Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. H. 31. S. 136—142.

1907 a. — Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. — Festschr. f. Palmén. N:o 7. Helsingfors.

1907 b. Reuter, E., 11. Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande i Finland år 1905. Landtbruksstyr. Meddel. N:o LVIII. Helsingfors.

1908. — Nya biologiska rön beträffande hvitaxacariden *Pediculoides* (*Pediculopsis*) *graminum* E. Reut. — Beretn. om den 3:die nord. Landbrugskongr. i Kristiania 1907. S. 251—260.

1860. Robin, Ch., Mémoire zoologique et anatomique sur diverses espèces d'Acariens de la Famille des Sarcoptides. — Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. T. XXXIII. P. 1. S. 184—293. Pl. I—VIII.

1873. — Note sur une nouvelle espèce de Tyroglyphe, le *Tyroglyphus sironiformis.* — Journ. de l'anat. et de la physiol. T. IX. S. 435—438.

1877. Robin, Ch. et Mégnin, P., Mémoire sur les Sarcoptides plumicoles. — Ibid. T. XIII. S. 209—248, 391—429, 498—520, 629—656. Pl. XII—XIII, XXII—XXIX, XXXVI—XXXVIII.

1904. Rostrup, Sofie, Vort Landbrugs Skadedyr blandt Insekter og andre lavere Dyr. Anden Udgave. Kopenhagen.

1907. — Dasselbe Werk. 3. Ausgabe. Kopenhagen.

1906. — Nogle Plantesygdomme, foraarsagede af Dyr, i 1905. — Tidsskr. f. Landbrugets Planteavl. Bd. XIII. S. 298—315.

1888. Rovelli, G. e Grassi, B., Di un singolare Acaride „*Podapolipus reconditus*, nobis". — Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XX. S. 59—63. Taf. XV.

1903. Rucker, Augusta, Further Observations on *Koenenia.* — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XVIII. S. 401—434. Pl. XXI—XXIII.

*1869. Salensky, V., Исторія эмбріональнаго развитія клещей. S:t Petersburg.

*1871. — Entwicklungsgeschichte der Araneinen. — Mitth. Naturf. Gesellsch. in Kiew. Bd. II. (Russisch).

1901. Salmon, D. E. and Stiles, C. W., The Cattle Ticks (*Ixodoidea*) of the United States. — 17:th Ann. Report of the Bureau of Anim. Industry f. the year 1900. Washington. S. 380—491. Pl. LXXIV—XCVIII.

*1909. Samson, Katharina. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Ixodes ricinus.* Inaug.-Diss. Berlin.

1816. Savigny, J. C., Mémoire sur les Animaux sans vertèbres. Paris.

1888. Schaub, R. von, Über die Anatomie von *Hydrodroma* (C. L. Koch). Ein Beitrag zur Kenntniss der Hydrachniden. — Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. XCVII. Abth. I. S. 98—151. Taf. I—VI.

1857. Scheuten, A., Einiges über Milben. — Arch. f. Naturg. Jahrg. XXIII. Bd. 1. S. 104—111. Taf. VI—VII.

1884 a. Schimkewitsch, W., Étude sur l'anatomie de l'Épeire. — Ann. Sci. Nat. Zool. Sér. 6. T. XVII. S. 1—94. Pl. I—VIII.

1884 b. — Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen. — Zool. Anz. Jahrg. VII. N:o 174. S. 451—453.

*1886 a. — Materialien zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Spinnen. S:t Petersburg. (Russisch).

1886 b. — Les Arachnides et leurs affinités. — Arch. slav. de Biologie. T. I. Fasc. 2. S. 309—319.

1887. — Étude sur le développement des Araignées. — Arch. de Biol. T. VI. S. 515—584. Pl. XVIII—XXIII.

1898. — Ueber die Entwickelung des Darmkanals bei einigen Arachniden. — Verhandl. K. Naturf.-Gesellsch. in S:t Petersb. Bd. XXIX. H. 2. S. 25—46. Taf. I—III.

1903. Schimkewitsch, W., Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* (L.). — Zool. Anz. Bd. XXVI. N:o 707. S. 665–685.

1906. — Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. – Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXI. S. 1—95. Taf. I—VIII.

1902. Schindler, A. K., Die Metamorphose der Insekten — Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. LXXV. S. 341—356.

1904. Schmidt, A., Die Zeckenkrankheit der Rinder Haemoglobinaemia ixodioplasmatica boum in Deutsch-, Englisch-Ostafrika und Uganda. — Sond.-Abdr. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde. Bd. XXX. Berlin.

1898. Schöyen, W. M., Beretning om Skadeinsekter og Plantesygdomme i 1897. Kristiania.

1884. Sedgwick, A., On the Origin of Metameric Segmentation and some other Morphological Questions. — Quart. Journ. Micr. Sci. N. Ser. Vol. XXIV. S. 43—82. Pl. I—II.

1874. Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. — Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzb. Bd. II. H. 1. S. 25—76. Taf. III—V.

1888. Sicher, E., La metamorfosi del *Pterodectes bilobatus* Rob. e della *Freyana anatina* Koch, in: Canestrini 1888. S. 333—349. Taf. 22 bis.

1891. — Contribuzione alla Embriologia degli Acari — Atti Soc. Ven.-Trent. Sci. Nat. Vol. XII. Fasc. 1. Anno 1890. S. 3—22. Taf. I—III.

1842. Simon, G., Über eine in den kranken und normalen Haarsäcken des Menschen lebende Milbe. — Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1842. S. 218—237. Taf. XI.

1894. Simmons, O. L., Development of the Lungs of Spiders. — Amer. Journ. of Sci. Ser. 3. Vol. XLVIII. S. 119—128. Pl. VIII. — Auch in: Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. XIV. 1894. S. 210—221. Pl. VI.

1876. Stecker, A., The Development of the Ova of *Chthonius* in the Body of the Mother, and the Formation of the Blastoderm. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 4. Vol. XVIII. S. 197—207.

1908. Stewart, F. C. and Hodgkiss, H. E., The *Sporotrichum* Bud-rot of Carnations and the Silver top of June Grass. — Techn. Bull. N:o 7. New York Agric. Experim. Sta. Geneva, N. Y.

1906. Strand, E., Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. I—III. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. S. 515—543. Taf. XXVIII.

1892. Strubell, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Pedipalpen. — Zool. Anz. Bd. XV. N:o 385. S. 87—88, N:o 386. S. 89—93.

1902. Stschelkanovtzeff, J. P., Über den Bau der Respirationsorgane bei den Pseudoscorpionen. — Zool. Anz. Bd. XXV. N:o 663. S. 126—135.

1903. — Beiträge zur Kenntnis der Segmentierung und des Körperbaues der Pseudoscorpione. — Ibid. Bd. XXVI. N:o 695/696. S. 318—334.

1891. Sturany, R., Die Coxaldrüsen der Arachnoiden. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. T. IX. H. 2. S. 129—150. Taf. VII—VIII.

1895. Supino, F., Embriologia degli Acari. — Atti Soc. Ven.-Trent. Sci. Nat. Ser. 2. Vol. II. Fasc. 1. S. 242—261. Taf. XIV—XVI.

1752. Swammerdamm, J., Bibel der Natur, worinnen die Insekten in gewisse Classen vertheilt — — werden. Übersetzung. Leipzig.

*1880. Szaniszló, A. von, Zur Entwickelungsgeschichte der *Hoplophora arctata*. — Annal. d. Oenologie. Bd. VIII. H. 4. S. 307–315. Mit 1 Taf.

1904. THEOBALD, F. V., Reports on Economic Zoology. — Repr. South-Eastern Agric. Coll. Journ. N:o 13. London.

1908. THOMANN, H., Untersuchungen über das Auftreten der Weissährigkeit bei Wiesengräsern in der Umgebung von Landquart. — Sep.-Abdr. aus d. Landwirtschaftl. Jahrbuch der Schweiz. 1908.

1905 a. THON, K., Neue Luftorgane bei Milben. — Zool. Anz. Bd. XXVIII. N:o 18. S. 585—594.

1905 b. — Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie *Limnocharidae* KRAMER. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX. S. 465—495. Taf. XXIV.

1905 c. — Über die Coxaldrüsen bei Holothyriden. — Zool. Anz. Bd. XXVIII. N:o 26. S. 823—832.

1905 d. — Die Drüsen der Holothyriden. — Sitz.-Ber. Böhm. Gesellsch. Wissensch. Mathem.-naturw. Cl. 1905. N:o X.

1906. — Die äussere Morphologie und die Systematik der Holothyriden. — Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XXIII. S. 677—724. Taf. XXVIII—XXIX.

1903. THOR, SIG, Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens Prostigmatiques. — Ann. Sci. Nat. Zool. Sér. 8. T. XIX. S. 1—187. Pl. I—IX.

1876. THORELL, T., Études scorpiologiques. — Atti Soc. Ital. Scienze natur. Vol. XIX. S. 75—272.

1892. — On an apparently new Arachnid belonging to the Family *Cryptostemmoidae*, WESTW. — Bih. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. XVII. Afd. IV. N:o 9.

1816. TREVIRANUS, G. R. und L. CH., Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. Bd. I. Göttingen.

1885. TROUESSART, E. L., Les Sarcoptides plumicoles ou Analgésinés. 1:re Partie. Les Ptérolichés en collaboration avec M. P. MÉGNIN. Paris.

1887. — Diagnoses d'espèces nouvelles de Sarcoptides plumicoles (*Analgesinae*). — Bull. Soc. d'Études Scientif. d'Angers. Année 1886. S. 85—156.

1892. — Considérations générales sur la classification des Acariens suivies d'un essai de classification nouvelle. — Extr. Rev. Sci. Nat. de l'Ouest.

1893. — Sur la reproduction des Sarcoptides. — C. R. Soc. Biol. Sér. 9. T. V. S. 906—908.

1893 a. — Note sur les Sarcoptides pilicoles (*Listrophorinae*). — Ibid. S. 698—700.

1894 a. — Note sur les Acariens marins (*Halacaridae*) dragués par M. P. HALLEZ dans le Pas-de-Calais. — Revue Biol. du Nord de la France. T. VI. S. 154—184.

1894 b. — Sur la parthénogènese des Sarcoptides plumicoles — C. R. Soc. Biol. Sér. 6. T. I. S 441—443.

1894 c. — Sur l'organe appelé crête (crista) chez les *Trombidiidae*. — Ann. Soc. Ent. France. Vol. LXIII. Bull. S. XLIV—XLVI.

1894 d. — Sur l'existence de la Parthénogénèse chez les Sarcoptides plumicoles. — Ibid. S. CXVII—CXX.

1895 a. — Sur la Progénèse des Sarcoptides psoriques. — C. R. Soc. Biol. Sér. 6. T. II. S. 271—273.

1895 b. — Description d'un genre nouveau (*Labidocarpus*) et de deux espèces nouvelles de Sarcoptides pilicoles. — Bull. Soc. Ent. France. 1895. S. LXXXII—LXXXVII.

1895 c. — Sur les métamorphoses du genre *Myobia* et diagnoses d'espèces nouvelles d'Acariens. — Ibid. S. CCXIII—CCXIV.

1896 a. TROUESSART, E. L., Genre nouveau et espèce nouvelle de Sarcoptides pilicoles (*Chirodiscinae*). Bull. Soc. Ent. France. Vol. LXIV. S. 27—29.

1896 b. — Description du *Schizocarpus Mingaudi*, nouveau Sarcoptide pilicole vivant sur le Castor. — Bull. Soc. Ent. France. 1896. S. 91—97. — Auch in: Bull. Soc. d'Étude d. Sci. Nat. de Nimes. Ann. XXIV. S. 35—43.

1896 c. — Note additionelle sur les moeurs du *Schizocarpus Mingaudi* TRT. — Bull. Soc. d'Étude d. Sci. Nat. de Nimes. Ann. XXIV. S. 68—70.

1899. — Les Acariens et les Insectes du tuyau des plumes. La parthénogénèse syringobiale. — Cinquant. Soc. Biol. Vol. Jubil. S. 624—633.

1902 a. — Existence de la Parthénogénèse chez le *Gamasus auris* LEIDY, de l'oreille du Boeuf domestique. — C. R. Soc. Biol. T. LIV. S. 806—809.

1902 b. — Deuxième note sur le *Gamasus auris*, type d'un genre nouveau (*Raillietia*). — Ibid. S. 1335—1337.

1904 a. — Sur la coexistence de deux formes d'Hypopes dans une même espèce, chez les Acariens du genre *Trichotarsus*. — Ibid. T. LVI. S. 234—237.

1904 b. — Deuxième note sur les Hypopes du genre *Trichotarsus*. — Ibid. S. 365—366.

1904 c. — Sur le mode de fécondation des Sarcoptides et des Tyroglyphides. — Ibid. S. 367—368.

1893. TRYBOM, F., *Physacarus ventricosus*, NEWPORT, funnen under egendomliga förhållanden. — Entomol. Tidskr. (Stockholm). Jahrg. XIV. S. 121—126.

1900. TRÄGÅRDH, I., Beiträge zur Fauna der Bären-Insel. 5. Die Acariden. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Bdelliden. — Bih. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. XXVI. Afd. IV. N:o 7.

1902. — *Pimelobia apoda* nov. gen., nov. spec., eine auf Coleopteren parasitierende fusslose Sarcoptidae. — Zool. Anz. Bd. XXV. N:o 680. S. 617—618.

1904. Acariden aus Ägypten und dem Sudan. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Phytoptipalpus*, *Pimeliaphilus*, *Pterygosoma* und *Podapolipus*. I. — Results Swed. Zool. Exped. to Egypt and the White Nile 1901 (L. A. JÄGERSKIÖLD). N:o 20. Uppsala.

1837. TURPIN, Note sur une espèce d'Acarus etc. — C. R. Acad. Sci. T. V. S. 668—676.

1896. VAN VLEET, A. H., Ueber die Atmungsweise der Hydrachniden. Vorl. Mitt. — Zool. Anz. Bd. XIX. N:o 520. S. 505—507.

*1897. — On the Mouth-parts and respiratory Organs of *Limnochares holosericea* LATREILLE in particular and the manner of breathing of Hydrachnids in general. (Diss.). Leipzig.

1890. VOGT, C. und YUNG, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II. Lief. 4—5. Braunschweig.

1904. VOIGTS, H. und OUDEMANS, A. C., Neue Milben aus der Umgebung von Bremen. — Zool. Anz. Bd. XXVII. S. 651—656.

1905. — — Zur Kenntnis der Milben-Fauna von Bremen. — Abhandl. Nat. Ver. Bremen. Bd. XVIII. S. 199—253. Taf. XII—XIX.

1876. VOSS, W., Beiträge zur Kenntniss des „Kupferbrandes" und des „Schimmelns" beim Hopfen. — Verh. k. k. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien. Bd. XXV. S. 613—620.

1892. WAGNER, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Milben. Furchung des Eies, Entstehung der Keimblätter und Entwicklung der Extremitäten bei *Ixodes*. — Zool. Anz. Jahrg. XV. N:o 399. S. 316-320.

*1892 a. Wagner, J., О значеніи свободныхъ амебообразныхъ клѣтокъ, наблюдаемыхъ при развитіи клещеи. Вѣстникъ Естествозн. 1892. (Zitiert nach Wagner 1894).

1893. — On the Embryology of the Mites: Segmentation of the Ovum, Origin of the Germinal Layers, and Development of the Appendages in *Ixodes*. — Ann. & Mag. Nat. Hist. Vol. XI. Ser. 6. S. 220—224.

1894. — Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* Bir. — Trav. Soc. Nat. S:t Petersb. Sect. Zool. et Physiol. T. XXIV. Livr. 2. Taf. I—IV.

1895. — Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Über die Stellung der Acarinen. Die sog. Malpighi'schen Gefässe und die Atmungsorgane der Arachniden. — Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIX (N. F. XXII). S. 123—156.

1906. Wahlgren, E., Apterygoten aus Ägypten und dem Sudan nebst Bemerkungen zur Verbreitung und Systematik der Collembolen. — Results Swed. Zool. Exped. to Egypt and the White Nile 1901 (L. A. Jägerskiöld). N:o 15. Uppsala.

*1883 a. Webster, F. M., A new parasite on the larvae of the Angoumois grain moth. — Prairie Farmer. 1883.

1883 b. — Observations on the Angoumois grain moth and its parasites. — Twelfth Rep. of the State Entomologist on the Noxious and Beneficial Insects of the State of Illinois, for the year 1882. Springfield, Ill. S. 144—154.

1884. — Insects affecting fall wheat. — Report of the Commissioner of Agriculture for the year 1884. Washington. S. 383—393.

1892 a. — Insects which burrow in the stem of Wheat. — Bull. Ohio Agric. Experim. Sta. Sec. Ser. Vol. V. N:o 4. Columbus. S. 59—82.

1892 b. — Early published References to some of our Injurious Insects. — Insect Life. Vol. IV. N:o 7/8. S. 262—265.

1896. — Insects of the year in Ohio. — U. S. Departm. of Agric., Div. of Entom., Bull. N:o 6. N. Ser. S. 66—70. Washington.

1887. Weismann, A. und Ischikawa, C., Über die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. — Sep. Abdr. Ber. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. III. H. 1. Taf. I—IV.

1889. — — Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. — Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. IV. S. 155—196. Taf. VII—XIII.

1887. Weissenborn, B., Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. — Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XX (N. F. XIII). S. 33—119.

1900. Wheeler, W. M., A singular Arachnid (*Koenenia mirabilis* Grassi) occurring in Texas. — Amer. Natur. Vol. XXXIV. N:o 407. S. 837—850.

1905. Williams, S. R., Anatomy of *Boophilus annulatus* Say. — Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXXII. N:o 8. S. 313—334. Pl. XVIII—XXII.

1844. Wilson, E., Researches into the Structure and Development of a newly discovered Parasitic Animalcule of the Human Skin — the *Entozoon folliculorum*. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1844. S. 305—319. Pl. XV—XVII.

1886. Winkler, W., Das Herz der Acarinen nebst vergleichenden Bemerkungen über das Herz der Phalangiiden und Chernetiden. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. Bd. VII. H. 1. S. 111—118. Taf. IV.

1888. — Anatomie der Gamasiden. — Ibid. Bd. VII. H. 3. S. 317—354. Taf. XVIII—XXII.

1903. WITH, C. J., A new Acaride *Opilioacarus segmentatus*. — Compt. rend. Congr. Natural. et Médec. du Nord tenu à Helsingfors du 7 au 12 juillet 1902. Helsingfors. VI. N:o 6. S. 4—5.

1904. — The Notostigmata, A new Suborder of Acari. — Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kopenhagen. 1904. S. 137—192. Pl. IV—VI. (Sep.-Abdr. erschienen 1903).

1907. WOLCOTT, R. H., A mite accompanying the Bud- rot of Carnations. Studies from the Zool. Laborat. Univ. of Nebraska. N:o 79. Lincoln, Nebr. — Auch in: Bull. Agric. Experim. Sta., Univ. of Nebr., Vol. XX. Art. IV. (N:o 103). S. 25—31. Pl. VII—VIII.

1890. YUNG, E. siehe VOGT, C. und YUNG, E.

Erklärung der Tafeln.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Pediculopsis graminum* (E. Reut.) und sind mit Hilfe von Abbe's Camera gezeichnet worden und zwar die Figg. 1—10 nach 2 μ dicken Schnitten (Carnoy's Gemisch, Thiazinrot R + Toluidinblau), die Figg. 11—44, 49—51 nach lebendem Material, Figg. 45—48, 52, 53 nach Glyzerinpräparaten, Fig. 54 nach frisch herauspräpartierten, noch mit Luft gefüllten Tracheenröhren, Fig. 55 nach Schnittpräparat (Carnoy's Gemisch, Eisenalaunhämatoxylin (Heidenhain) + Thiazinrot R).

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Ap = Apoderma, d. h. rudimentäre Nymphenhaut (violette Linie).
B 1–*B 4* = 1.—4. Gangbeinpaar.
Bh 1–*Bh 4* = Chitinhüllen für das 1.—3. Beinpaar an der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie).
Ch = Chelicere.
Ch. r = ringförmige Chitinverdickungen an den Tracheenröhren.
Co = Coxa.
Cxp = Coxopodit.
D = Dottermasse.
Eh = Eihaut (Dotterhaut).
Excr = Exkretionsorgan (grüne Linie).
Excr. k = Exkretkörner.
Excr. p = Exkretionsporus.
Fe 1, *Fe 2* = 1. und 2. Femoralglied.
G = äussere Genitalorgane des ♂.
Gf = Grenzfurche zwischen Proterosoma und Hysterosoma.
Gfap, *Gfl*, *Gfn* = apodermale, larvale und nymphale Grenzfurche zwischen Proterosoma und Hysterosoma.
Gn = Gnathosoma.
Gnh = leere Chitinhülle des Gnathosoma an der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie).

H = Hoden (rote Linie).
Il 1–*Il 4* = interlobuläre Räume zwischen den Mitteldarmloben.
Kpfl = primärer Kopflappen.
Lh = Larvenhaut.
Lhr = rudimentäre Larvenhaut der intrauterinen Larve (blaue Linie.)
Md = Mitteldarm.
Mr = Medianrinne.
N = Nervensystem (gelbe Linie).
O = Ovarium (rote Linie).
Od = Ovidukt („ „)
Oe = Oesophagus.
Op = Opisthosoma.
Op 1–*Op 3 ff* = 1., 2., 3. und folgende Opisthosomalsegmente.
Oph = leere Chitinhülle des früher ventral umgeknickten Opisthosoma an der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie).
Pdp = Pedipalpe (2. Extremität).
Plp = Palpe (die drei distalen Glieder der 2. Extremität oder Pedipalpe).
Praech = prächelicere Vorwölbung.
Proct = Proctodaeum.

Prts. sch (*T 1.—T 4*) = Proterosomalschild (Tergite der Segmente des 1.—4. Extremitätenpaares, d. h. die der Cheliceren, der Pedipalpen und des 1.—2. Gangbeinpaares).
Ps. st = Pseudostigmalorgan.
Rst = Rostralhügel.
Schwl = Schwanzlappen.
Sp = Spiralfaden.
St = Stigma.
T 5—T 6 = Tergite der Segmente des 5. und 6. Extremitätenpaares (3. und 4. Gangbeinpaares).
Ta = Tarsus.
Ti = Tibia.
Tr = Trochanter.
Tr+Fe 1 = mit einander verwachsene Trochanter und 1. Femoralglied der 2. Extremität (Pedipalpe).
Tr. r = Tracheenröhre.
Tr. st = Tracheenstamm.
V = Vulva.

Tafel I.

Vergrösserung: Figg. 1—9 $\frac{440}{1}$; Fig. 10 $\frac{1620}{1}$.

Verschiedene Furchungsstadien des *Pediculopsis*-Eies. Figg. 1—3. Totale Furchung. Figg. 4—5. Übergang von totaler zu superficieller Furchung. Figg. 6—8. Superficielle Furchung. Fig. 9. Vorstufe der Blastodermbildung mit Immigration von Entodermzellen (oben) im Bereiche des Hinterendes des künftigen Embryos. Fig. 10. Ein Teil des fertigen Blastoderms. In Figg. 8 und 9 Vitellophagen zwischen den Dotterkugeln. Vgl. des Näheren S. 117—118, 120 im Text.

Tafel II.

Vergrösserung: $\frac{310}{1}$. — Figg. 11—21 ♀♀; Fig. 22 ♂.

Fig. 11. Junger Embryo (Lateralansicht) mit plumpen prosomalen Gliedmassenanlagen; die Entwicklung der Chelicerenanlagen etwas verzögert. Die Anlagen des künftigen 4. Gangbeinpaares ebensogut entwickelt wie diejenigen der übrigen Beinpaare. Das gliedmassenlose Opisthosoma nimmt nur einen kleinen Teil des Embryokörpers auf. Kopf- und Schwanzlappen dorsal durch eine Furche von einander getrennt.

Fig. 12. Etwas späteres Stadium, kurz vor der Reversion (Lateralansicht). Die Gliedmassenanlagen verlängert. Kopf- und Schwanzlappen einander dicht genähert. Ventrale Vorwölbung des Dotters.

Fig. 13. Dasselbe Stadium wie Fig. 12 (Ventralansicht). Dotter vorgewölbt, Medianrinne deutlich bemerkbar. Die Anlagen des 4. Gangbeinpaares bei Ventralansicht nicht sichtbar.

Fig. 14. Dasselbe Stadium wie Figg. 12 und 13 (Dorsalansicht). Grösste Annäherung des Kopf- und Schwanzlappens; der letztere etwas über den Kopflappen verschoben, am Ende eingedrückt und gefurcht. Die Anlagen des 4. Gangbeinpaares gut entwickelt, dicht an das Opisthosoma gedrückt.

Fig. 15. Stadium im Beginn der Reversion (lateral und etwas dorsal, weshalb die Gliedmassenanlagen verkürzt erscheinen). Kopf- und Schwanzlappen von einander entfernt und die spaltartige Vertiefung zwischen ihnen ausgeglichen; der dorsale Zwischenraum sehr dünnwandig. Der Schwanzlappen abgeflacht und etwas nach vorn (unten) gedreht.

Fig. 16. Dasselbe Stadium wie 15 (Ventralansicht). Sämtliche Gliedmassenanlagen, auch die des 4. Gangbeinpaares, gut entwickelt. Eine Sonderung zwischen den beiden ersten Paaren (denen der künftigen Mundgliedmassen) einerseits und den vier Gangbeinpaaren andererseits angedeutet; die letztgenannten schlanker als vorher, wurstförmig. Dotter dorsad verschoben, daher die ventrale Vorwölbung ausgeglichen, die lateralen Körperteile mediad genähert, und ihre Extremitäten berühren einander in der medianen Ventrallinie. Unten die Einstülpung des Proctodaeums.

Fig. 17. Dasselbe Stadium wie 15 und 16 (Dorsalansicht). Vor (dorsal von) den Chelicerenanlagen eine paarige, prächelicere Vorwölbung; vor derselben der unpaare Rostralhügel.

Fig. 18. Stadium während der Reversion, zur Zeit der Ausbildung der ersten Mitteldarmdivertikel und des Exkretionsorganes. Das Opisthosoma mit dem Schwanzlappen nach vorn umgedreht; auf dessen ventrad verlagertem caudalem Gipfel der Exkretionsporus (ursprüngliche Proctodaealöffnung). Die vorher gut entwickelten Anlagen des 4 Gangbeinpaares infolge der Umdrehung rückgebildet. Das 3. Gangbeinpaar etwas von dem 2. entfernt und gegen dasselbe konvergierend, wodurch die sekundäre Sonderung des Körperstammes in Proterosoma und Hysterosoma eingeleitet wird. Die beiden ersten Extremitätenpaare verkürzt, bilden sich zu Mundgliedmassen um.

Fig. 19. Dasselbe Stadium wie 18 (Ventralansicht). Dieselben Bemerkungen wie für diese Figur.

Fig. 20. Dasselbe Stadium wie 18 und 19 (Dorsalansicht). Die ersten Mitteldarmdivertikel ausgebildet. Das unpaare dorsale Exkretionsorgan schmal röhrenförmig, steht jetzt in Verbindung mit dem Exkretionsporus.

Fig. 21. Stadium nach vollendeter Reversion (Lateralansicht). Opisthosoma ventral umgeklappt. Die drei Gangbeinpaare kegelförmig zugespitzt; das 3. Paar ziemlich weit von dem 2. entfernt. Grenzfurche zwischen Proterosoma und Hysterosoma ausgebildet. Die Grundglieder der Pedipalpen mit dem primären Kopflappen zur Bildung des Gnathosoma verwachsen. Exkretionsporus verwachsen und das breiter gewordene Exkretionsorgan blind geschlossen.

Fig. 22. Annäherung an die definitive, freilebende Larvenform ♂ (lateral und etwas dorsal).

Tafel III.

Vergrösserung $\frac{310}{1}$. — Figg. 23, 24, 27, 28 ♂♂; Figg. 25, 26, 29, 30 ♀♀.

Fig. 23. Die zum Ausschlüpfen fertige ♂-Larve (Lateralansicht). Haare und Borsten nicht eingezeichnet.

Fig. 24. Dieselbe Larve (Ventralansicht). Bemerkung wie für 23.

Fig. 25. Ausgeschlüpfte freilebende (extrauterine) ♀-Larve (Dorsalansicht).

Fig. 26. „ „ „ „ (Ventralansicht).

Fig. 27. Ausgeschlüpfte freilebende (extrauterine) ♂-Larve (Ventralansicht).
Fig. 28. „ „ „ „ (Dorsalansicht).
Fig. 29. Erstarrungszustand der freilebenden ♀-Larve während des Überganges in das Nymphenstadium. Die Larvenhaut wie aufgebläht, mit den leeren Chitinhüllen des Gnathosoma und der drei Beinpaare starr herausgestreckt. Apoderma (violette Linie) gebildet. Die Körperkonturen (punktierte Linie) undeutlich, etwas von dem Apoderma entfernt; das Tier anscheinend apod, richtiger mit eingezogenen, z. T. rückgebildeten und gegen die Bauchfläche fest angedrückten Fussstummeln, deren Konturen verwischt sind.
Fig. 30. Etwas vorgeschritteneres Stadium. Die vier Beinpaare der künftigen Nymphe erscheinen als plumpe, nach hinten gerichtete Wülste.

Tafel IV.

Vergrösserung (mit Ausnahme von Fig. 34) $\frac{310}{1}$; Fig. 34 $\frac{2350}{1}$. — Figg. 31—39 ♀♀; Fig. 40 ♂.

Fig. 31. Intrauterines Larvenstadium, dem in Fig. 21 abgebildeten nahe stehend, von einer zarten Chitinhaut umgegeben (Lateralansicht). Gnathosoma und die drei Beinpaare verkümmert. Opisthosoma taschenmesserförmig ventral umgeknickt.
Fig. 32. Beginn des Überganges aus dem intrauterinen Larven- in das intrauterine Apodermalstadium, der ersten Phase des Erstarrungszustandes der freilebenden Larve entsprechend (Lateralansicht, etwas dorsal). Körper von der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie) etwas zurückgewichen, die Hüllen des verkümmerten Gnathosoma und der drei rudimentären Beinpaare leer. Opisthosoma aus der ventral umgeknickten Lage nach hinten ausgestreckt, bei × nur noch eine ganz schwache Einkerbung zeigend; hierdurch wird der von ihm auf den hintersten Teil des Prosoma ausgeübten Druck aufgehoben und die verkümmerten Anlagen des in seiner Entwicklung gehemmten 4. Beinpaares treten wieder hervor. Exkretionsorgan hinten fein strangartig verlängert. Apoderma noch nicht ausgebildet.
Fig. 33. Dasselbe Stadium wie 32 (Ventralansicht). Die leeren Hüllen des Gnathosoma und der drei rudimentären Beinpaare sowie die gekrümmten Anlagen des unter der Larvenhaut durchschimmernden 4. Beinpaares deutlich sichtbar. Hinten die bogenförmige Kontur der leeren Chitinhülle des früher (vgl. Fig. 31) ventral umgeknickten Opisthosoma.
Fig. 34. Rudimentäre Extremität der intrauterinen Larve (Lateralansicht), dem rechten 2. Gangbein der freilebenden Larve entsprechend. Die fünf Ringe entsprechen den fünf beweglichen Gliedern des Larvenbeines.
Fig. 35. Dasselbe Stadium wie 32 und 33 (Dorsalansicht).
Fig. 36. Intrauterines Stadium zur Zeit der Abscheidung des Apoderma (Lateralansicht). Körper noch mehr von der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie) zurückgewichen, gestreckter. Sämtliche Beinstummel, auch die des 4. Paares, flach gegen die Körperoberfläche angedrückt, fast unsichtbar, das Tier daher anscheinend fusslos und das Apoderma (violette Linie) sackförmig. Der Mitteldarm wegen angefangener Degenerationserscheinungen z. T. mit zackigem Umriss.

Fig. 37. Übergang aus dem intrauterinen Apodermalstadium in das intrauterine Nymphenstadium (Lateralansicht, etwas ventral). Körper von dem Apoderma (violette Linie) zurückgewichen, seine Konturen (durch die punktierte Linie angedeutet) infolge einer denselben umspülenden, Hämamöben enthaltenden Flüssigkeit verwischt. Die Extremitäten noch nicht wieder zum Vorschein gekommen. Degenerations- und Regenerationserscheinungen am Mitteldarm erreichen jetzt ihren Kulminationspunkt.

Fig. 38. Etwas späteres Stadium (Lateralansicht). Die Körperkonturen bestimmter; die Extremitäten beginnen sich in Form von stumpfen Wülsten herauszustrecken. Die Grösse des Tieres durch Nahrungsmangel (infolge frühzeitigen Herauspräparierens aus dem mütterlichen Uterus und langen Verweilens im Wasser) beeinflusst. Unten innerhalb des Apoderma aus dem Exkretionsorgan entleerte Exkretkörner (vgl. Berichtigungen und Zusätze, unten S. 288).

Fig. 39. Intrauterines Stadium, wo die Gestalt der Nymphe schon deutlich bemerkbar ist. Die Extremitäten ausgebildet, aber noch plump, gegliedert, sämtlich nach hinten gerichtet. Pseudostigmalorgan ausgebildet. Das Tier von denselben drei Hüllen, wie in den Figg. 40—42, umgegeben.

Fig. 40. Männliches, intrauterin entwickeltes Prosopon, zum Ausschlüpfen fertig (Ventralansicht). Das Tier, ausser von seiner eigenen Chitinhaut, von drei Hüllen umgegeben, zu innerst von dem Apoderma (violette Linie), dann von der rudimentären Larvenhaut (blaue Linie) und dann von der Eihülle (schwarze Linie). Die Chitinhüllen der rudimentären Beinpaare der intrauterinen Larvenhaut und die Borsten des Prosopons nicht eingezeichnet.

Tafel V.

Vergrösserung: Figg. 41—44 $\frac{310}{1}$; Figg. 45—48 $\frac{1620}{1}$. — Figg. 41—46 ♀♀; Figg. 47—48 ♂♂.

Fig. 41. Intrauterin entwickelte Nymphe, zum Ausschlüpfen beinahe fertig (Lateralansicht). Körper gestreckter und schlanker, auch die Beine schlanker, als in Fig. 39. Ovarium hinter dem Nervensystem, mit S-förmig gebogenem Ovidukt. Die Nymphe von denselben Hüllen, wie das ♂-Prosopon in Fig. 40, umgegeben. Unten Exkretkörner. Die Körpergliederung und die Borsten, mit Ausnahme einer einzigen nahe dem Hinterende, nicht eingezeichnet.

Fig. 42. Dasselbe Stadium wie 41 (Dorsalansicht). Die Tracheenstämme sichtbar. Der Mitteldarm mit Andeutungen seitlicher Loben. Sonst dieselben Bemerkungen wie für Fig. 41.

Fig. 43. Weibliches, unträchtiges Prosopon (Dorsalansicht). Der Mitteldarm mit entwickelten vorderen, seitlichen und hinteren Loben; die vier segmental angeordneten Paare interlobaler Räume deutlich bemerkbar. Exkretionsorgan an Umfang bedeutend zugenommen.

Fig. 44. Dasselbe Stadium wie 43 (Ventralansicht). Ovarium ventral bis zur Nähe der Grenzfurche zwischen dem Proterosoma und Hysterosoma sich erstreckend.

Fig. 45. Gnathosoma des weiblichen Prosopons (Ventralansicht).

Fig. 46. Dasselbe (Dorsalansicht).

Fig. 47. Das knopfförmig verkümmerte Gnathosoma des männlichen Prosopons (Dorsalansicht).
Fig. 48. Dasselbe (Ventralansicht).

Tafel VI.

Vergrösserung: Figg. 49—51 $\frac{310}{1}$; Fig. 52 $\frac{440}{1}$; Figg. 53—55 $\frac{1270}{1}$. — Figg. 49—51 ♂♂; Figg. 52—55 ♀♀.

Fig. 49. Männliches Prosopon (Dorsalansicht).
Fig. 50. Dasselbe (Ventralansicht).
Fig. 51. Dasselbe (Lateralansicht). Das rudimentäre Gnathosoma hier nicht sichtbar.
Fig. 52. Nymphe, in Umriss gezeichnet (Dorsalansicht); der Verlauf der Tracheenstämme und der unverästelten Tracheenröhren veranschaulicht.
Fig. 53. Tracheenstämme und ein Teil der Tracheenröhren des unträchtigen weiblichen Prosopons (Dorsalansicht).
Fig. 54. Teile (*a* Mittel-, *b* Endpartie) von Tracheenröhren eines stark angeschwollenen, trächtigen weiblichen Prosopons, mit deutlich sichtbarem, sehr undicht verlaufendem Spiralfaden. Frisches, luftgefülltes Material. Obs.! Vergrösserung dieselbe wie für Fig. 53.
Fig. 55. Teil einer Tracheenröhre eines angeschwollenen, trächtigen Weibchens, mit alternierenden Chitinringen und Spiralfaden; dieselben scheinen auch gleichzeitig an derselben Partie vorzukommen zu können. Schnittpräparat.

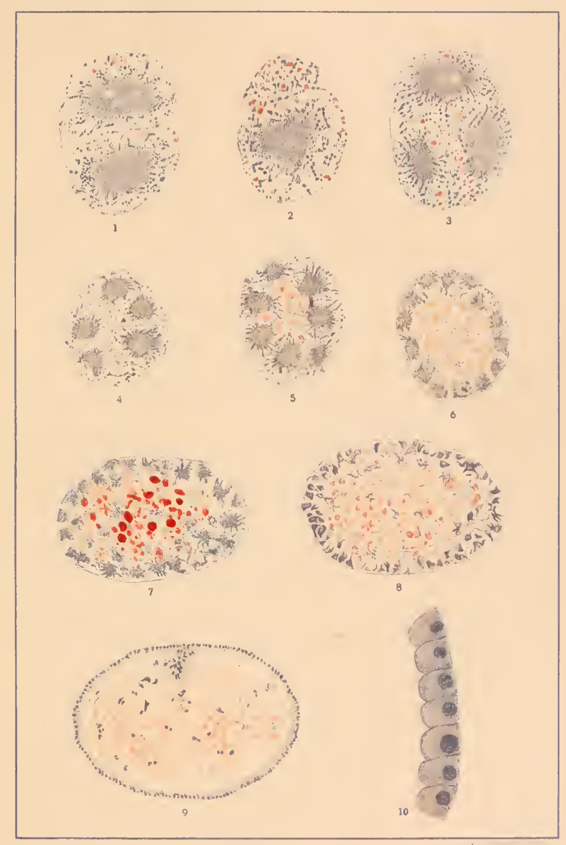
Berichtigungen und Zusätze.

S. 3, Zeile 6 v. oben lies: Ökologie statt Okologie
S. „ Z. 3 v. unten lies: Hennings statt Henning
S. 7, Z. 23 v. o. lies: werden [1] statt werden
S. 8, Z. 1 v. u. (im Text) lies: sollen. statt sollen
S. 56, Z. 3. v. u. lies: Mayer 1876 statt Mayer 1875
S. 77, Z. 6. v. o. lies: haben. statt haben
S. 79, Fussnote, Z. 1 v. o. lies: Subfamilie statt Subfamile
S. 109, Z. 1 v. o. lies: Ökologie statt Okologie
S. 125, Z. 4 v. o. lies: Über statt Uber
S. 135, Z. 18 v. o. lies: Ventralansicht statt Dorsalansicht
S. 216, Z. 9 v. o. lies: vertritt, statt vertritt
S. 229, Fussnote, Z. 2 v. u. lies: auf statt au
S. 243, Z. 6 v. u. (im Text) lies: des Astes der statt des Astes des
S. 246, Fussnote, Z. 7 v. o. lies: beziehenden statt bezichenden

---

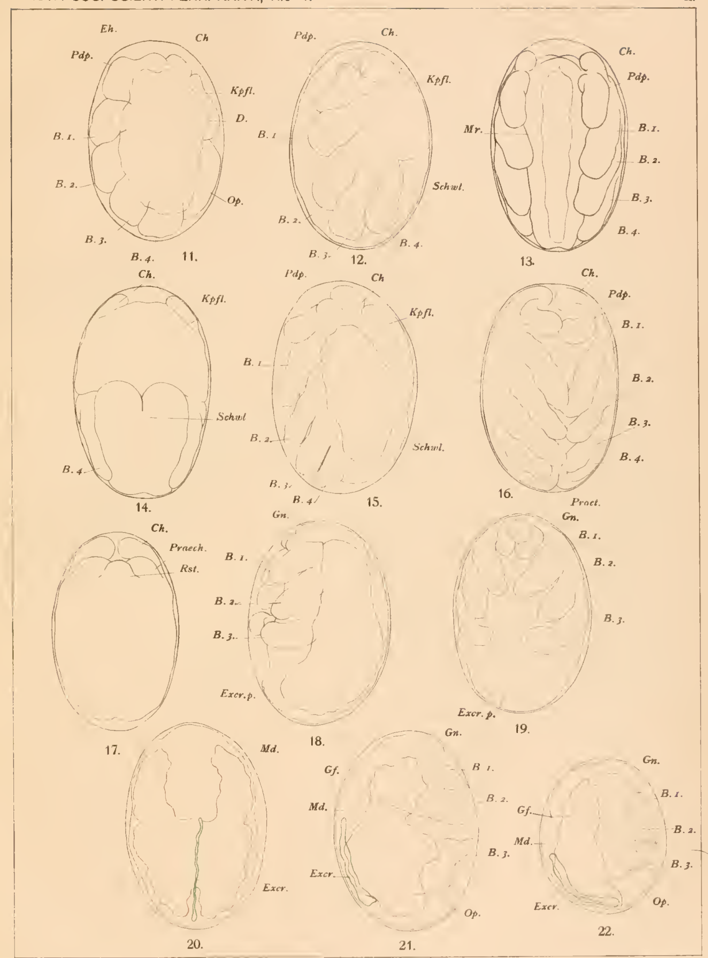
Durch eine während der Drucklegung vorgenommene Revision meines konservierten Materials von *Ped. graminum* habe ich konstatieren können, dass während des Erstarrungszustandes der weiblichen Individuen, d. h. beim Übergang aus dem Larven- in das Nymphenstadium und zwar nachdem das Apoderma schon gebildet, aber ehe der Körper von der neuen Chitinhaut umgegeben worden ist, das Exkretionsorgan sich hinten schmal verlängert (vgl. Fig. 38) und die weiche Hypodermisschicht, wie es scheint an der Stelle des verwachsenen Exkretionsporus, temporär durchbricht, wonach ein grösserer oder geringerer Teil der im Exkretionsorgan enthaltenen Exkretkörner entleert werden (vgl. oben, S. 138). Dann wird das Exkretionsorgan wieder blind geschlossen.

In der jüngst (1909) erschienenen 3. Lieferung des „Zoologischen Wörterbuches" (herausgeg. von Prof. H. E. Ziegler) wird S. 451 eine Abbildung von *Eriophyes* (*Phytoptus*) *vitis* (Land.) Nal. „nach H. Landois, aus Claus" wiedergegeben, wo das 3. und 4. Beinpaar von stummelförmigen Wülsten repräsentiert werden. Die irrige Angabe Landois' (1864) betreffs des vermeintlichen Vorkommens solcher Fussstummel ist schon längst von Nalepa (1887) berichtigt worden. Diese angeblichen Fussstummel stellen in der Tat, wie dies aus den zahlreichen in den zwei letzten Jahreszehnten erschienenen Arbeiten über Gallmilben erhellt, den äusseren Geschlechtsapparat, das Epiandrium bezw. das Epigynium dar.



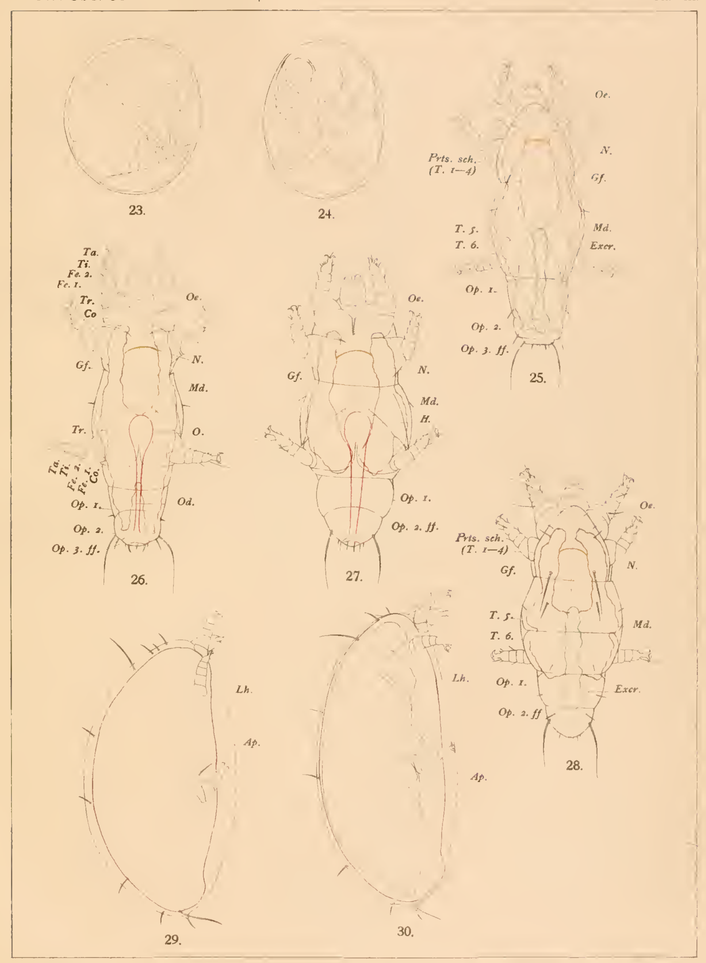
A. Liljeroos del.




Eh.
Ch
Pdp.
Kpfl.
D.
B. 1.
B. 2.
Op.
B. 3.
B. 4.
11.
Pdp.
Ch.
Kpfl.
B. 1
Schwl.
B. 2.
B. 3.
B. 4.
12.
Ch.
Pdp.
Mr.
B. 1.
B. 2.
B. 3.
B. 4.
13.
Ch.
Kpfl.
Schwl
B. 4.
14.
Pdp.
Ch
Kpfl.
B. 1
B. 2.
Schwl.
B. 3.
B. 4.
15.
Ch.
Pdp.
B. 1.
B. 2.
B. 3.
B. 4.
16.
Proct.
Ch.
Praech.
Rst.
17.
Gn.
B. 1.
B. 2.
B. 3.
Excr. p.
18.
Gn.
B. 1.
B. 2.
B. 3.
Excr. p.
19.
Md.
Excr.
20.
Gn.
Gf.
B. 1.
B. 2.
Md.
B. 3.
Excr.
Op.
21.
Gn.
B. 1.
Gf.
B. 2.
Md.
B. 3.
Excr.
Op.
22.

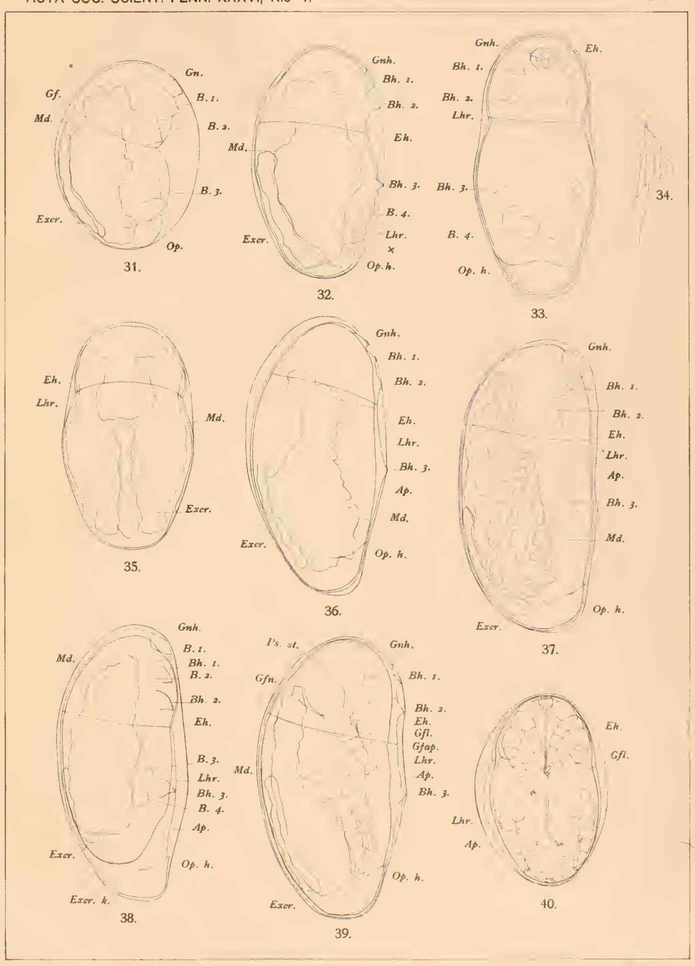
E. Reuter del.




23.
24.
Oe.
N.
Prts. sch.
(T. 1—4)
Gf.
T. 5.
Md.
T. 6.
Excr.
Op. 1.
Op. 2.
Op. 3. ff.
25.
Ta.
Ti.
Fe. 2.
Fe. 1.
Tr.
Co
Oe.
Gf.
N.
Md.
Tr.
O.
Ta.
Ti.
Fe. 2.
Fe. 1.
Co.
Op. 1.
Od.
Op. 2.
Op. 3. ff.
26.
Oe.
Gf.
N.
Md.
H.
Op. 1.
Op. 2. ff.
27.
Oe.
Prts. sch.
(T. 1—4)
Gf.
N.
T. 5.
T. 6.
Md.
Op. 1.
Excr.
Op. 2. ff
28.
Lh.
Ap.
29.
Lh.
Ap.
30.

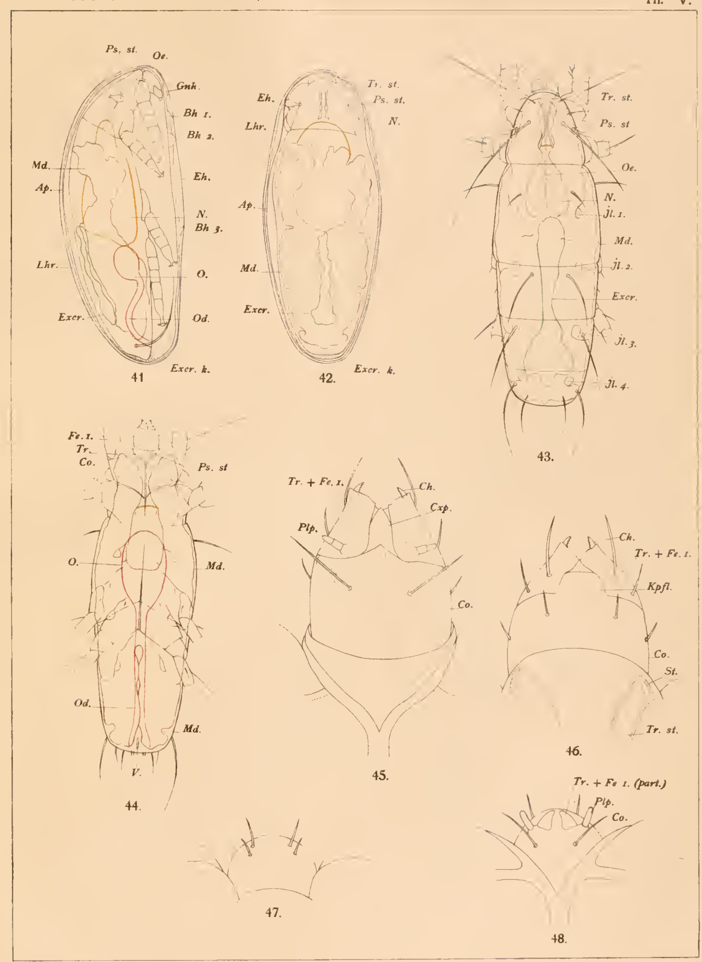
E. Reuter del.




Gf.
Md.
Gn.
B. 1.
B. 2.
B. 3.
Excr.
Op.
31.
Gnh.
Bh. 1.
Bh. 2.
Md.
Eh.
Bh. 3.
B. 4.
Excr.
Lhr.
Op. h.
32.
Gnh.
Eh.
Bh. 1.
Bh. 2.
Lhr.
Bh. 3.
B. 4.
Op. h.
33.
34.
Eh.
Lhr.
Md.
Excr.
35.
Gnh.
Bh. 1.
Bh. 2.
Eh.
Lhr.
Bh. 3.
Ap.
Md.
Excr.
Op. h.
36.
Gnh.
Bh. 1.
Bh. 2.
Eh.
Lhr.
Ap.
Bh. 3.
Md.
Op. h.
Excr.
37.
Gnh.
Md.
B. 1.
Bh. 1.
B. 2.
Bh. 2.
Eh.
B. 3.
Lhr.
Bh. 3.
B. 4.
Ap.
Excr.
Op. h.
Excr. k.
38.
Ps. st.
Gnh.
Gfn.
Bh. 1.
Bh. 2.
Eh.
Gfl.
Gfap.
Lhr.
Md.
Ap.
Bh. 3.
Op. h.
Excr.
39.
Eh.
Gfl.
Lhr.
Ap.
40.

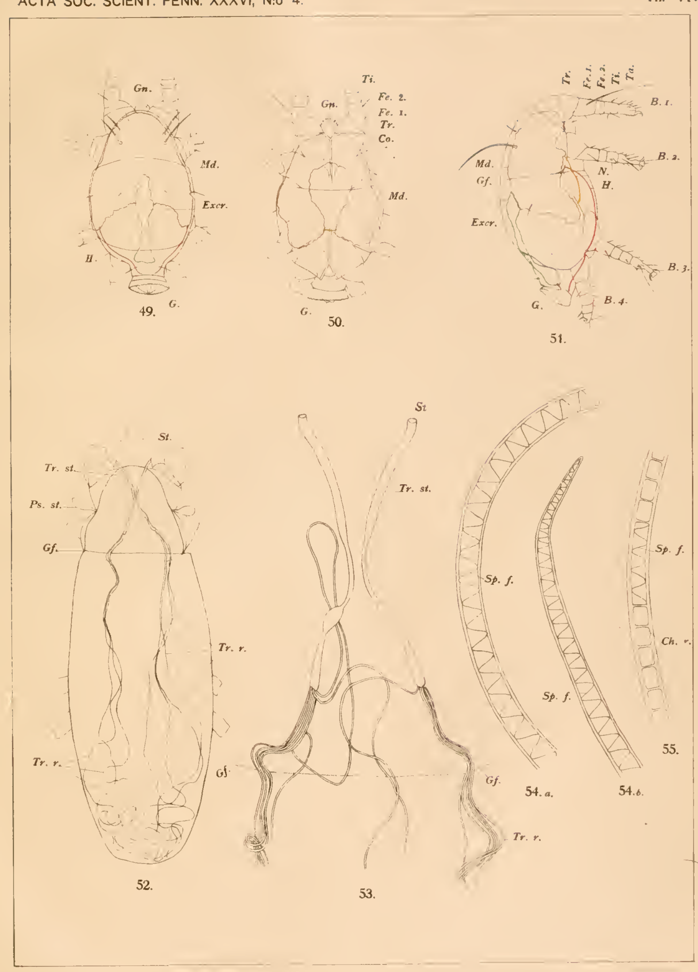
E. Reuter del.




Ps. st.
Oe.
Gnh.
Bh 1.
Bh 2.
Md.
Ap.
Eh.
N.
Bh 3.
Lhr.
O.
Excr.
Od.
Excr. k.
41
Eh.
Lhr.
Ts. st.
Ps. st.
N.
Ap.
Md.
Excr.
Excr. k.
42.
Tr. st.
Ps. st
Oe.
N.
Jl. 1.
Md.
Jl. 2.
Excr.
Jl. 3.
Jl. 4.
43.
Fe. 1.
Tr.
Co.
Ps. st
O.
Md.
Od.
Md.
V.
44.
Tr. + Fe. 1.
Ch.
Cxp.
Plp.
Co.
45.
Ch.
Tr. + Fe. 1.
Kpfl.
Co.
St.
Tr. st.
46.
47.
Tr. + Fe 1. (part.)
Plp.
Co.
48.

E. Reuter del.




Gn.
Md.
Excr.
H.
G.
49.
Ti.
Fe. 2.
Fe. 1.
Tr.
Co.
Md.
G.
50.
Tr.
Fe. 1.
Fe. 2.
Ti.
Ta.
B. 1.
B. 2.
N.
H.
Gf.
B. 3.
B. 4.
51.
St.
Tr. st.
Ps. st.
Gf.
Tr. r.
52.
53.
Sp. f.
Ch. r.
54. a.
54. b.
55.

E Reuter del















